Affinités entre les Hymenosomatidae MacLeay, 1838 et les Inachoididae Dana, 1851 (Crustacea, Decapoda, Brachyura)

Danièle GUINOT
Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), Muséum national d'Histoire naturelle,
61 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)

Bertrand RICHER DE FORGES
ORSTOM, B.P. A5, Nouméa (Nouvelle-Calédonie)

MOTS CLÉS
Hymenosomatoidea,
Hymenosomatidae,
Majoidea,
Inachoididae,
Heterotremata,
pléotelson,
uropodes,
accrochage de l'abdomen,
bouton-pression,
orifice génital mâle coxo-sternal,
squelette,
pleurites,
phylogénie.

RÉSUMÉ
Les auteurs font l'hypothèse que des relations de parenté unissent les Hymenosomatidae MacLeay, 1838, et les Inachoididae Dana, 1851, ce qui redonne vigueur à l'idée ancienne que les « *false spider crabs* » sont plus proches des Majoidea que de tout autre groupe. La famille des Hymenosomatidae (qui compose à elle seule la superfamille des Hymenosomatoidea et dont la position systématique demeure controversée) renferme plus de quatre-vingt-dix espèces réparties en seize genres. Certaines structures sont plus spécialement étudiées, notamment l'abdomen, jamais composé de plus de cinq segments, suite à la formation d'un pléotelson. Les plaques intercalaires de l'abdomen mâle, parfois mobiles, sont homologuées à des uropodes vestigiaux. Il est déduit que les fossettes de l'appareil bouton-pression brachyourien pourraient être les rudiments des uropodes. Avec leur orifice génital mâle coxo-sternal, les Hymenosomatidae seraient des Heterotremata très avancés, et non des Thoracotremata. La famille des Inachoididae Dana, exclusivement américaine, présente de nombreuses apomorphies, notamment l'existence de connexions morphologiques intéressant certaines parties fondamentales du squelette, avec insertion de la carapace dans une gouttière de sertissage et formation de deux piliers verticaux qui marquent la soudure du squelette avec la carapace. Certains points de la classification proposée par Guinot (1977, 1978) sont modifiés. Sont admises dans les Heterotremata, les familles suivantes, à orifice sexuel mâle coxal ou coxo-sternal : Inachoididae, Hymenosomatidae, Goneplacidae, Hexapodidae, Pinnotheridae, Cryptochiridae. Seules quatre familles restent incorporées aux Thoracotemata : Grapsidae, Ocypodidae, Mictyridae et

ABSTRACT
The first part of the present paper concerns the family Hymenosomatidae MacLeay, 1838, the only group of the superfamily Hymenosomatoidea MacLeay, 1838, which includes more than ninety species in sixteen genera. The systematic position of this group has varied considerably according to different authors and remains controversial. The crabs in question are strongly differentiated and present a unique combination of characters within the Brachyura. Their ecological preferences are extremely varied: they are found in both the open sea and brackish zones, as well as in freshwater, where their success is due to surprising modifications, such as strict ovipatity in certain species.
After an historical summary, rhe analysis of the numerous patticularities of the Hymenosomatidae attests to the extreme morphological diversity encountered in structures as fundamental as those of the male and female pleopods, the rostrum and proepistome, and the closure of the buccal ftame. Certain structures are studied in detail: the abdomen, which is never composed of more than five segments (plus the telson), following the constant fusion of the telson with segment 6 (at least), and the formation of a pleotelson; the thoracic sternum, which is considerably enlarged at the level of sternites 4-8 and whose sutures 4/5-7/8 (all completely divided) are confined laterally; and the pterygostomian apertures. The intercalary plates of the male abdomen, which are sometimes mobile in the primitive genera of Hymenosomatidae, are homologous with vestigial uropods. It is deduced that the fossae of the press-button mechanism, involved in the fastening of the abdomen and always belonging to pleomere 6, are themselves the rudiments of uropods. The character states of the male genital orifice ate studied, this structure being regarded as coxo-sternal. The Hymenosomatidae are therefore interpreted as highly advanced Heterotremata and not Thoracotremata. Comparisons are made with othet known groups in this context: Ethusinae (Dorippidae), certain Leucosiidae and Goneplacidae.
The constant presence of a furrow encircling the dorsal surface of the carapace, here termed the hymenosomian groove, is considered to be an autapomorphy and leads to questions regarding the limits of the carapace and its relations with the skeleton, notably with the pleurites. If the very unusual characters of the endophragmal skeleton of Hymenosomatidae, particularly dealt with in the case of *Odiomaris*, are present in all genera (as we believe), the monophyly of the group would rest equally on this concordance. The dorso-ventral bipartition of the skeletal system into two equal parts, above and below the junction plate, and the parallel arrangement of the phragmata in the antero-posterior plane from one end of the thorax to the other, ending in a regular, symmetrical partition, are rarely encountered in other Brachyura (autapomorphy). The absence of skeletal phragmata in the median part of the thoracic sternum (except for the sella turcica) allows the sternal wall to be strongly excavated in the female and even to reach the level of the carapacial wall. This explains the formation of an incubation pocket within the cephalothorax of certain species, in which the eggs develop directly into the first stages.
The different stares of certain homologous characters (localization of the urinary opening; position of the male genital orifice; reduction in the number of segments of the abdomen in males and females) have been resolved into transformation series. Some preliminary remarks are made on the phylogene-

tic relationships of various genera of Hymenosomatidae. The larval development of the Hymenosomatidae is discussed, being always abbreviated (no more than three zoeal stages) or direct (freshwater forms), with the absence of a true megalopa stage. This places them apart from all other Brachyura.
The second part briefly deals with the morphological characteristics of a family of Majoidea, the Inachoididae Dana, 1851 (type genus *Inachoides* H. Milne Edwards *et* Lucas, 1842), with emphasis on the apomorphies. The Inachoididae are primarily characterized by the existence of morphological connections concerning certain fundamental parts of the skeleton, notably: pleurites almost horizontal; latero-external parts of pleurites extending beyond each side of carapace; insertion of the carapace into the setting gutter, marking the separation between the covered, internal part of the pleurites and their uncovered latero-external part, which is calcified and ornamented in the same way as the dorsal face of the carapace; integration of the first segment of the abdomen with the cephalothorax; absence of a true branchiostegite; endophragmal skeleton with both a dorso-ventral partition and a lateral compartment as in the Hymenosomatidae, but with the additional formation of vertical pillars in the anterior region, which mark the fusion of the skeleton (*i.e.* pleurites) with the internal surface of the carapace, that is an exceptional disposition in Brachyura.
The Hymenosomatidae and Inachoididae are hypothesized to be closely related, giving renewed force to the old idea that the "false spider crabs" are closer to the Majoidea than to any other group. The Hymenosomatidae may represent a derived, highly specialized group relative to the Inachoididae. The differences with the Inachidae emend. (type genus *Inachus* Weber, 1795) are discussed.
In conclusion, certain points of the classification proposed by Guinot (1977, 1978) are modified concerning the various members of the Heterotremata-Thoracotremata assemblage. In addition to the Hymenosomatidae, several families must be transferred to the Heterotremata, namely: Inachoididae, Goneplacidae, Hexapodidae, Pinnotheridae and Cryptochiridae, all having a coxo-sternal male sexual orifice. The only four families remaining within the Thoracotremata are the Grapsidae, Ocypodidae, Mictyridae and Gecarcinidae.

KEY WORDS
Hymenosomatoidea, Hymenosomatidae, Majoidea, Inachoididae, Heterotremata, pleotelson, uropods, locking mechanism of the abdomen, coxo-sternal male genital orifice, skeleton, pleurites, phylogeny.

INTRODUCTION

La famille des Hymenosomatidae MacLeay, 1838 est une famille de crabes hautement différenciés, dénommés « *crown crabs* » ou « *false spider crabs* », et qui présentent un certain nombre de caractères uniques chez les Brachyoures. Sa position systématique, qui a considérablement varié selon les auteurs, est toujours controversée. La plupart des espèces, cryptiques, sont très petites, certaines, comme par exemple *Halicarcinus keijibabai* (Takeda *et* Miyake, 1971), mesurant moins de 2 mm de largeur céphalothoracique. Avec les Cryptochiridae, ils sont parmi les plus petits des Brachyoures (pas plus de 26 mm pour les espèces les plus grandes), la maturité sexuelle pouvant être atteinte vers 1,7 mm, par exemple chez *Neorhynchoplax minima* (Lucas *et* Davie, 1982) ou chez le mâle adulte d'*Halicarcinus orientalis* Sakai, 1932 (Chuang & Ng 1994). À noter, en outre, que la fécondation peut avoir lieu très précocement, avant la mue de puberté, chez la femelle comme chez le mâle (Lucas 1980 : 211), phénomène rare chez les Brachyoures, et que les femelles sont très fréquemment ovigères (*ibid.* : 216).
La famille est représentée par plus de quatre-vingt-dix espèces (liste, *cf.* Ng & Chuang 1996 : 6-7, tabl. 1), et de nombreuses autres restent à décrire. Les espèces sont réparties en seize genres,

chiffre peu élevé étant donné la diversité morphologique rencontrée en ce qui concerne des structures aussi fondamentales que les pléopodes sexuels mâles, l'abdomen mâle et femelle, la présence ou non de rostre et de proépistome, ou la fermeture du cadre buccal. Bon nombre d'espèces ne sont connues que de leur localité-type, et d'autres ne le sont que par quelques signalements. Une révision remarquable des Hymenosomatidae d'Australie, avec une synthèse des connaissances sur la famille, a été faite par Lucas (1980), auteur qui nous servira de référence constante au cours de cette note, tout comme la révision des Hymenosomatidae du Sud-Est Asiatique par Ng & Chuang (1996) qui apporte de multiples nouvelles informations.

Les Hymenosomatidae sont, pour la plupart, des habitants des régions tropicales, subtropicales et tempérées, depuis la mer Rouge jusqu'à l'Afrique du Sud et la Nouvelle-Zélande (Lucas 1980 : 228). Le genre *Halicarcinus* White, 1846 s'étend jusque dans les îles subantarctiques et la région subantarctique du continent américain (Richer de Forges 1977). L'espèce *Neorhynchoplax kempi* (Chopra *et* Das, 1930) a été introduite dans le canal de Panama (Abele 1972). La famille comporte des représentants aussi bien marins qu'euryhalins, franchement limniques et même complètement adaptés à la vie cavernicole. On rencontre *Halicarcinus planatus* (Fabricius, 1775) en pleine mer jusqu'à 500 m de profondeur en Terre de Feu, *H. tongi* Melrose, 1975, à 494 m en Nouvelle-Zélande, *Elamena truncata* (Stimpson, 1858) sur le récif, *Neorhynchoplax aspinifera* (Lucas, 1980) dans la mangrove, de nombreuses espèces dans les eaux saumâtres à des taux de salinité divers, comme *Neorhynchoplax kempi* à la confluence du Tigre et de l'Euphrate. D'autres espèces sont installées dans les eaux douces permanentes, comme *Amarinus lacustris* (Chilton, 1882) dans les lacs de Nouvelle-Zélande et les torrents d'Australie méridionale, ou *Amarinus angelicus* (Holthuis, 1968) dans des marécages de Papouasie-Nouvelle-Guinée à 1600 m d'altitude. *Cancrocaeca xenomorpha* Ng, 1991 est un troglobie aveugle, confiné dans les grottes d'un réseau souterrain en Indonésie. Certaines espèces supportent de brusques et importantes variations de salinité, telle *Hymenosoma orbiculare* Desmarest, 1825, espèce euryhaline trouvée en mer à 80 m de profondeur, mais aussi dans les estuaires et dans les lacs d'eau douce (ce qui laisse toutefois supposer que plusieurs formes pourraient être mélangées sous le même nom). Cette vaste tolérance, liée à une extrême adaptabilité, est l'une des premières originalités des Hymenosomatidae. Peu d'exemples d'une telle plasticité existent chez d'autres groupes de Crustacés, et, à notre connaissance, peu de familles de Brachyoures offrent une diversité écologique aussi grande. Certes, la famille essentiellement marine des Grapsidae, avec des représentants dulçaquicoles, terrestres, épigés (voire montagnards), hypogés, et même une espèce phytothelme (Guinot 1994), a ses membres non marins qui conservent un faciès général similaire à celui des formes marines et qui sont donc bien identifiables (à l'inverse des Crabes complètement adaptés aux eaux douces, Potamidae et autres, qui n'ont dans la mer ni représentants actuels ni parents reconnaissables). À notre connaissance, la famille des Hymenosomatidae n'a jamais été fractionnée, alors que, sur des critères non pas écologiques mais morphologiques, les Grapsidae sont subdivisés en quatre sous-familles (ou Grapsoidea divisés en quatre familles).

Parmi les Majidae, le taxon Inachoidinae Dana, 1851 (genre-type : *Inachoides* H. Milne Edwards *et* Lucas, 1842) n'a pratiquement jamais été adopté par les carcinologistes. Drach & Guinot (1983 ; *cf.* aussi Guinot 1984) ont réhabilité ce groupement, en l'élevant au rang de famille Inachoididae, et y ont inclus divers genres américains (nord- et sud-américains) de Majoïdea classiquement attribués aux Inachinae (pour la plupart) ou aux Pisinae (*Leurocyclus* Rathbun, 1897). Seul Melo (1996) reconnaît un groupement Inachoidinae aux côtés des cinq autres sous-familles de Majidae généralement reconnues. Selon nous, deux sous-familles autrefois distinguées, Salaciinae Dana, 1851 et Collodinae Stimpson, 1871, et qui n'ont pas non plus été admises par les auteurs, sont synonymes du taxon Inachoidinae.

Dans la présente note, nous passons en revue les

nombreuses particularités des Hymenosomatidae. Nous montrons que leur orifice génital mâle, en fait coxo-sternal, conduit à les exclure des Thoracotremata et à les considérer comme des Heterotremata très avancées. Dans la deuxième partie, nous présentons brièvement les caractéristiques morphologiques de la famille américaine de Majoidea peu reconnue des Inachoididae, en soulignant leurs apomorphies. Puis, après avoir mis en évidence les synapomorphies des deux familles, Hymenosomatidae et Inachoididae, nous tentons d'évaluer leur degré de similitude, afin de déceler les liens de parenté qui les unissent. Nous émettons l'hypothèse que les Hymenosomatidae pourraient représenter, par rapport aux Inachoididae, une branche dérivée et très spécialisée. Les différences par rapport aux Inachidae emend. (genre-type : *Inachus* Weber, 1795) sont ensuite évoquées. Nous sommes enfin amenés à modifier certains points de la classification proposée par Guinot (1977, 1978) en ce qui concerne les divers membres de l'assemblage Heterotremata-Thoracotremata.

Comme il ne s'agit pas d'une révision systématique, nous nous sommes fondés non seulement sur la collection de référence du Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN), mais aussi, lorsque les taxons n'y étaient pas représentés, sur les données de la littérature.

Les abréviations P1-P5 sont utilisées pour désigner les péréiopodes 1 à 5, P1 pour les chélipèdes, P2-P5 pour les pattes ambulatoires, Mxp1-Mxp3 pour les trois paires de maxillipèdes, Pl pour les pléopodes : Pl1 et Pl2 pour les deux premiers pléopodes sexuels mâles, Pl 6 pour le pléopode 6 de la mégalope.

Famille HYMENOSOMATIDAE MacLeay, 1838

HISTORIQUE

Les Hymenosomatidae MacLeay, 1838 ont été primitivement rangés parmi les Catométopes, c'est-à-dire parmi les Brachyoures à orifices mâles sternaux, et considérés comme de vrais sternitrèmes. Mais ils ont aussi été fréquemment placés au voisinage des Majidae (plus précisément des Inachinae), en raison de l'apparence de « *spider crabs* » que leur confèrent une carapace souvent triangulaire, des pattes allongées et grêles, parfois un rostre, et encore d'autres traits qui seront passés plus loin en revue. C'est pourquoi Hymenosomatidae et Majidae ont longtemps composé, avec les Parthenopidae, le vaste groupe des Oxyrhyncha MacLeay, 1838. En réalité, peu de familles de Brachyoures ont connu de tels changements d'attribution et suscité autant d'interrogations sur leurs affinités. La raison en est que les auteurs n'ont cessé de pencher pour l'une ou l'autre hypothèse, selon qu'ils accordaient plus d'importance à la localisation manifestement sternale des orifices mâles (les Hymenosomatidae sont alors des Catométopes, par exemple proches des Pinnotheridae) qu'aux autres caractères (les Hymenosomatidae sont alors des Cyclométopes, proches des Majidae). La réponse à la question : quelle est exactement la disposition des orifices mâles ? devrait permettre de résoudre ce dilemme.

En décrivant le genre *Hymenosoma*, Desmarest (1825 : 163) le range dans une section où l'abdomen est composé de cinq segments chez le mâle et de quatre articles chez la femelle, section qu'il rattache aux Triangulaires Latreille, 1803. H. Milne Edwards (1837 : 28, 29, 33, 35) place le genre *Hymenosoma* Desmarest dans les Catométopes au sein de la tribu des Pinnothériens, en raison de l'emplacement des orifices génitaux mâles sur le sternum, « au lieu d'être situés comme d'ordinaire sur l'article basilaire des pattes postérieures ». Mais, en établissant le genre *Elamena*, dont il n'a pu vérifier la disposition mâle, ce même auteur fait remarquer ses ressemblances avec les « Inachoïdiens ». MacLeay (1838 : 68) ne maintient pas *Hymenosoma* dans les « *triangular crabs* » de Latreille (1803) (qui, pour une part, deviennent les Inachina MacLeay) et crée la famille des Hymenosomidae qu'il attribue aux Pinnotherina, mais il remarque (*ibid.* : 55) « *from the Pinnotherina we return to the Inachina by means of* Elamene ».

De Haan (1839 : 75) attribue l'espèce *Ocypode* (*Elamene*) *unguiformis* aux Majacea. Lors de la création du genre *Halicarcinus*, White (1846 : 178) le situe dans les Mictyridae. En établissant le genre *Hymenicus*, Dana (1851b : 253 ; 1852 :

379, 384) crée pour celui-ci, ainsi que pour *Hymenosoma* et *Halicarcinus*, le vocable Hymenicinae, sous-famille des Pinnotheridae. Ce nom et ce placement seront repris par Targioni Tozzetti (1877 : 169). H. Milne Edwards (1852 : 103, 187) préfère isoler une tribu spéciale, les Hymenosominae, « qui établit, à certains égards, le passage entre les Ocypodiens ordinaires et les Homoliens », mais il en rappelle les ressemblances avec les Inachides. Pour Stimpson (1858 : 109), les Hymenosomidae forment une famille, incluse dans les Ocypodoidea, au voisinage des Pinnotheridae. Haswell (1882 : 114) range les Hymenicinae dans les Pinnotheridae. De même, Miers (1886 : 275) rattache la sous-famille des Hymenosominae aux Catometopa (ou Ocypodiidea) et, plus précisément, à la famille des Pinnotheridae. Cette démarche sera adoptée par Hodgson (1902), Hutton (1904) et Baker (1906), qui n'attribuent pas un statut familial ou sous-familial aux Hymenosomatidae et incluent tout simplement les genres étudiés dans les Pinnothériens.

Pour Ortmann (1893 : 30), la localisation sternale des orifice mâles, rencontrée par ailleurs chez les Leucosiidae, n'est pas essentielle, et il attribue ses Hymenosomidae non aux Catométopes de H. Milne Edwards mais aux Majoidea typica (à leur sommet, « *an die Spitze der Majoidea typica* »), en les opposant aux Inachidae. Ortmann (1896 : 416, 441, 442) assigne sept familles aux Majoidea, avec la mention que les Hymenosomatidae y représentent peut-être un « groupe aberrant ». Alcock (1900 : 280, 285, 291, 385) sépare sa famille des Hymenosomidae des Pinnotheridae mais, suivant H. Milne Edwards, il la laisse dans les Catometopa.

C'est Stebbing (1905) qui corrige l'appellation Hymenosomidae en Hymenosomatidae (voir aussi Code International de Nomenclature Zoologique 1964 : 129).

Faisant bien remarquer que l'emplacement sternal des ouvertures mâles est contrebalancée par une série de caractères d'Oxyrhyncha, plus spécialement de Majidae, Tesch (1918 : 3) ne tranche pas. Gordon (1940 : 60) et, plus tard, Stevcic (1974 : 247) soulignent le profond désaccord des carcinologistes face à l'énigme que posent les Hymenosomatidae.

Généralement, depuis le début du siècle, la plupart des auteurs pencheront pour le rapprochement des Hymenosomatidae avec les Majidae, dans les Oxyrhyncha : Borradaile (1903 : 682, 684 ; 1907 : 480), Calman (1909 : 316), Rathbun (1925 : 9, 561), Hale (1927 : 115), Sakai (1938 : 193, 194 ; 1976 : 145), Stephensen (1945 : 96, 217), Barnard (1950 : 11, 67), Monod (1956 : 466, 467), Balss (1957 : 1618, 1632), Garth (1958 : 29, 30), Balss & Gruner (1961 : 1815, 1819), Kim (1973 : 506), Manning & Holthuis (1981 : 251), Abele & Felgenhauer (1982 : 321), Abele (1983 : xxiii), Dai & Yang (1991 : 114), Tirmizi & Kazmi (1991 : 110).

L'attribution des Hymenosomatidae aux Majidae typiques a été remise en question par Richer de Forges (1977 : 72) en raison de la position apparemment sternale des orifices génitaux mâles. Pour la même raison ils sont rattachés aux Thoracotremata par Guinot (1977 : 1050 ; 1978 : 284 ; 1979a), mais élevés au rang de superfamille, Hymenosomatoidea, en raison de leurs très nombreuses apomorphies. Stevcic & Gore (1981 : 11) rejettent les Oxyrhyncha comme groupe naturel et éloignent les Hymenosomatoidea des Majidae pour les rapprocher des Crabes catométopes. McLay (1988), qui donne des informations détaillées sur les nombreuses formes de Nouvelle-Zélande, les attribue aux Thoracotremata, tout comme Schram (1986 : 308) qui, dans sa classification des Crustacés, conserve aux Hymenosomatidae le rang de famille. En revanche, Bowman & Abele (1982 : 84) retiennent la superfamille Hymenosomatoidea au sein de la section Oxyrhyncha.

Ni Melrose (1975) dans sa revue détaillée des Hymenosomatidae de Nouvelle-Zélande, ni Lucas (1980 : 152) dans sa révision des Hymenosomatidae d'Australie ne formulent d'hypothèses quant à la phylogénie de la famille. Pas davantage Lucas & Davie (1982), Ng (1988 ; 1991), Chuang & Ng (1991), Ng & Chuang (1996), Ng & Richer de Forges (1996), Davie & Richer de Forges (1996).

ÉLÉMENTS DE MORPHOLOGIE

Revue non exhaustive des principales caractéristiques morphologiques des Hymenosomatidae.

Corps

Le corps est de très petite taille, très peu épais, souvent aplati dorso-ventralement, parfois presque lamelleux, la forme variant de circulaire-subrectangulaire-polygonale à triangulaire. La cuticule est généralement très mince, faiblement calcifiée, d'où un crabe extrêmement léger, parfois transparent, seules les mandibules paraissant fortement chitinisées. Le branchiostégite, parfois vertical (Lucas & Davie 1982 : 414), est en général très diminué, ce qui réduit la capacité de la chambre branchiale et le nombre des branchies.

Carapace

La face dorsale est plate, parfois en creux, par exemple chez *Micas falcipes* Ng *et* Richer de Forges, 1996. La surface est généralement lisse, non tuberculée, sauf exceptionnellement comme par exemple chez *Neorhynchoplax tuberculata* (Chopra *et* Das, 1930).

Une caractéristique essentielle (autapomorphie) des Hymenosomatidae est la présence d'un sillon très net qui encercle toute la face dorsale de la carapace, sauf parfois au niveau du rostre. Nous donnerons à ce sillon le nom de « rainure hyménosomienne » (Fig. 1A).

Les Hymenosomatidae se départagent en deux grandes catégories selon que ce sillon est entier sur son pourtour ou interrompu au niveau du front. Soit la face dorsale est séparée du rostre par le sillon (très nombreux cas), soit il y a continuité entre le rostre et la face dorsale de la carapace (par exemple chez le genre *Trigonoplax* H. Milne Edwards, 1853 ; *Elamena* spp.).

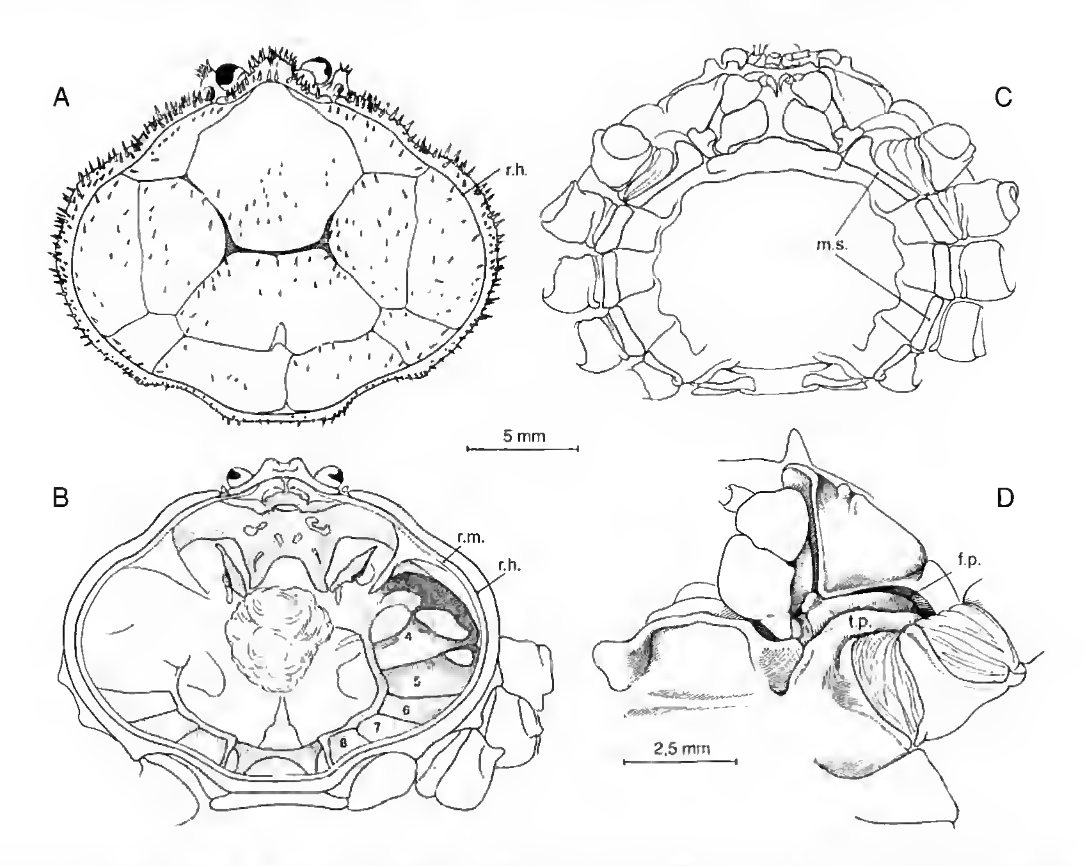


Fig. 1. — Hymenosomatidae. **A-C**, *Odiomaris pilosus* (A. Milne Edwards) : **A**, carapace, face dorsale ; **B**, *idem*, après enlèvement (à droite) de la partie délimitée intérieurement par la rainure hyménosomienne ; **C**, ♀, face ventrale, sans l'abdomen. **D**, *Amarinus* sp., région ptérygostomienne et Mxp3 (pilosité non représentée). **f.p.**, fente ptérygostomienne ; **m.s.**, muraille sternale ; **r.h.**, rainure hyménosomienne ; **r.m.**, rebord membraneux de la carapace ; **t.p.**, trabécule sterno-ptérygostomienne ; **4-8**, pleurites 4 à 8.

Sur les flancs de la carapace, extérieurement à la « rainure hyménosomienne » prend place une zone plus ou moins large, variant de rectiligne à renflée, soit inerme, soit munie d'une ou de plusieurs dents (*Neorhynchoplax dentata* Ng, 1995), soit surmontée d'une forte crête se projetant dorsalement [*Neorhynchoplax introversa* (Kemp, 1917) ; *cf.* Lucas 1980 : 161]. Dans les cas où le corps est épaissi latéralement au-delà de la rainure, par exemple chez *Halicarcinus whitei* (Miers 1876), Melrose (1975 : 73) parle de « *true rim* » et de « *false rim* ».

À la dissection, nous avons observé, par exemple chez *Odiomaris pilosus* (A. Milne Edwards, 1873) (Fig. 1B), que la partie dorsale de la carapace limitée intérieurement par la « rainure hyménosomienne » se sépare très facilement et d'un seul bloc, comme un couvercle. Après suppression de cette partie dorsale, la « rainure hyménosomienne » est encore longée du côté interne par un petit rebord membraneux ; extérieurement demeure en place un reste de squelette externe, à cuticule ornementée, qui parvient jusqu'aux coxae des péréiopodes. Après leur mise à nu, les pleurites apparaissent globalement horizontaux : vers l'avant, ils sont seulement un peu en contrebas et vers l'arrière ils remontent doucement, de sorte que les pleurites correspondant à P4 et surtout à P5 affleurent au niveau de la rainure (Fig. 2C, E).

Les Hymenosomatidae sont immédiatement reconnaissables aux sillons particuliers (Fig. 1A) qui subdivisent la face dorsale de la carapace (Lucas 1980 : 154) et qui n'ont pas d'équivalent chez les autres Brachyoures. Mais ces sillons sont variables par leur nombre, leur disposition, leur implantation plus ou moins profonde. Ils peuvent être très développés, circonscrivant des aires multiples sur la face dorsale (*Odiomaris* spp., *Hymenicoides* spp., *Elamenopsis* spp.), ou réduits et incomplets (*Elamena sundaica* Ng *et* Chuang, 1996 ; *Halicarcinus* spp.), voire absents (*E. mendosa* Chuang *et* Ng, 1991 ; *Elamena magna* Ng *et* Chuang, 1996).

En général, la diagnose des Hymenosomatidae indique l'absence de soies en crochet analogues à celles qui caractérisent nombre de Majidae (Lucas 1980 : 151). Mais de telles soies incurvées et plumeuses pourraient exister chez de rares espèces (Melrose 1975 : 7). Ng & Chuang (1996 : 17) signalent par exemple leur existence dans le genre *Crustaenia* Ng *et* Chuang, 1996, chez *C. palawanensis* (Serène, 1971). Bien que, selon les auteurs, les Hymenosomatidae ne se décorent pas eux-mêmes, des particules de sable, des algues ou divers petits organismes peuvent être retenus sur la carapace et servir de camouflage. Melrose (1975 : 7) indique que des algues peuvent être portées par les pattes postérieures, à la manière du comportement des Dromies.

Rostre

Le rostre est soit absent (*Hymenicoides* Kemp, 1917 ; *Cancrocaeca* Ng, 1991), soit formé d'une seule avancée, tronquée, arrondie ou triangulaire, soit divisé en trois lobes ou épines qui, selon les espèces, sont de longueur variable et peuvent être ou non soudées par leur base (Fig. 3A-E).

Épistome

L'épistome (Fig. 3A-E) est généralement très développé, en largeur et parfois aussi en hauteur (*Trigonoplax*, *cf.* Gordon 1940, fig. 1e), mais il peut être aussi très réduit, voire absent (Lucas 1980 : 168, tabl. 1). Dans le genre *Hymenosoma* Desmarest, 1825 l'épistome est très réduit chez *H. depressa* Jacquinot, absent chez *H. orbiculare* Desmarest (Fig. 3B) et *H. hodgkini* Lucas.

Orbites et yeux

Les orbites sont absentes ou très incomplètes. Les yeux sont exposés, libres sous le front, faiblement rétractiles. L'œil, c'est-à-dire tout le pédoncule oculaire, et même l'orbite en tant que telle ont complètement disparu dans le genre cavernicole *Cancrocaeca* Ng.

Antennules

Les fossettes antennulaires sont peu délimitées, peu profondes. Les antennules sont complètement ou plus ou moins exposées en vue dorsale (Fig. 3A-E).

Antennes

Il n'y a pas de fossettes antennaires et les antennes sont étendues vers l'avant. Le segment basal est soudé à l'épistome, de sorte que l'article urinaire est souvent noyé au sein de celui-ci

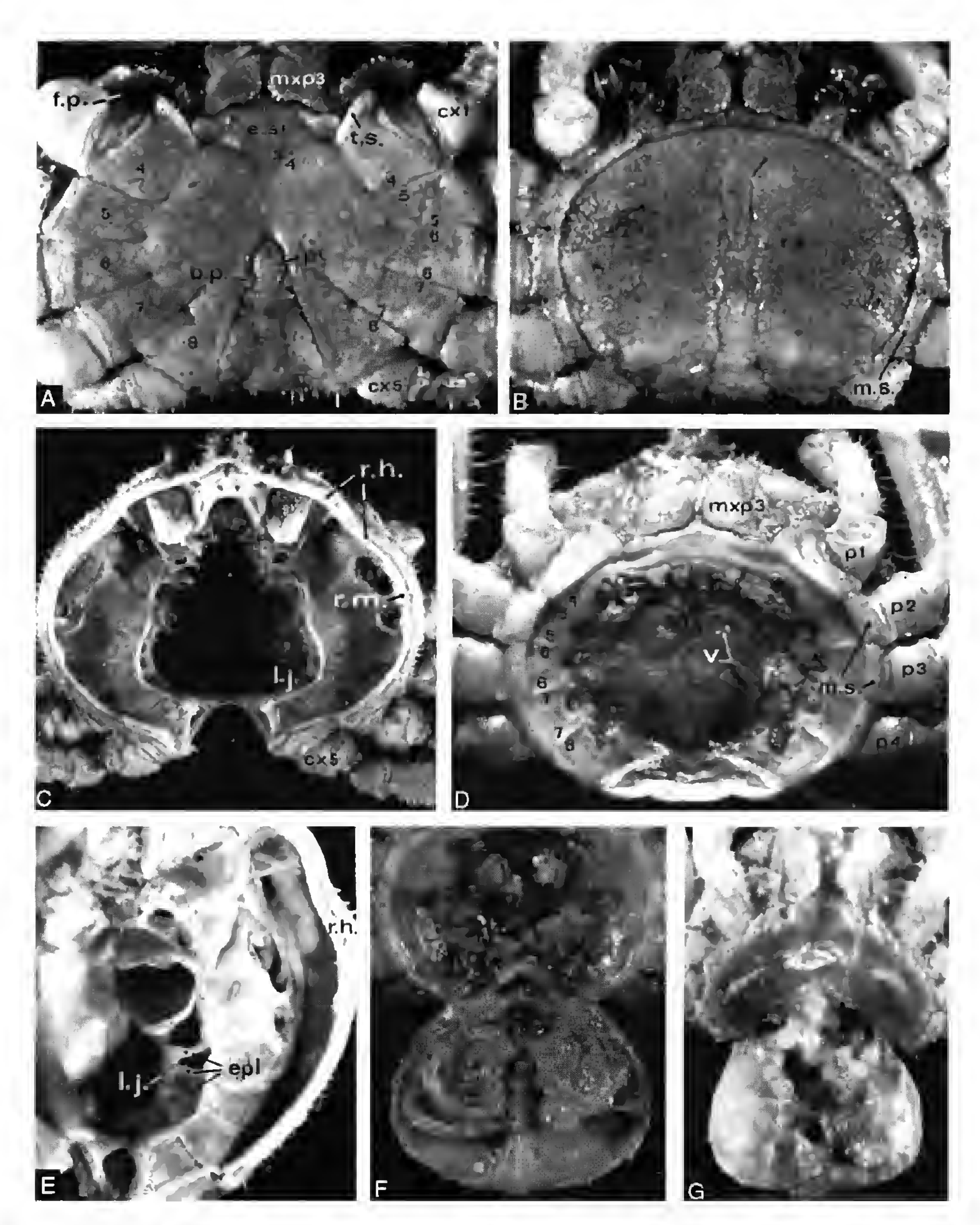


Fig. 2. — Hymenosomatidae. **A-F**, *Odiomaris pilosus* (A. Milne Edwards) : **A**, ♂, face ventrale ; **B**, ♀, face ventrale ; **C**, région pleurale, après enlèvement de la face dorsale de la carapace ; **D**, ♀, face ventrale sans l'abdomen ; **E**, région pleurale à un plus fort grossissement et en vue oblique ; **F**, ♀ ovigère avec ses œufs enveloppés dans un repli membraneux ; **G**, *Neorhynchoplax* sp., ♀ ovigère avec ses très gros œufs. **b.p.**, appareil bouton-pression de l'abdomen ; **cx1**, **cx5**, coxa de P1, de P5 ; **epl**, endopleurites ; **e.st.**, écusson sternal (sternites 1-3) ; **f.p.**, fente ptérygostomienne ; **l.j.**, lame de jonction ; **mxp3**, maxillipèdes externes ; **m.s.**, muraille sternale ; **p1-p4**, péréiopodes P1-P4 ; **pt**, pléotelson (segment 6 + telson) ; **r.h.**, rainure hyménosomienne ; **r.m.**, rebord membraneux de la carapace ; **t.s.**, trabécule sterno-ptérygostomienne ; **v**, vulves ; **4-8**, sternites thoraciques 4-8 ; **3/4-7/8**, sutures sternales thoraciques 3/4 à 7/8.

(Fig. 3C-E), devenant parfois difficile à discerner chez les formes à épistome allongé comme *Trigonoplax* (Gordon 1940, fig. 1e). Font exception les espèces à épistome réduit ou absent, chez lesquelles l'orifice urinaire est situé à la base du segment basal antennaire (Lucas 1980 : 168), telles que *Hymenosoma depressa* Jacquinot, 1853 (épistome très réduit) (Fig. 3B) ou *Hymenicoides carteri* Kemp, 1917 (Fig. 3A).

Cadre buccal
Il est délimité ou non par une crête (Fig. 3A-E). Une crête forte existe chez *Hymenicoides* Kemp, 1917, où, cependant, les Mxp3 sont pédiformes.

Ptérygostome
Le ptérygostome est réuni au sternum thoracique : en avant de la coxa des chélipèdes, le dernier sternite 4 s'allonge latéralement en une avancée (trabécule sterno-ptérygostomienne) qui vient se réunir au rebord ptérygostomien (Figs 1D, 2A). L'orifice de Milne Edwards (cf. *infra*) est, de ce fait, isolé de la cavité arthrodiale du chélipède.

Orifices de Milne Edwards ou *orifices afférents*
(H. Milne Edwards 1834 : 252)
Puisque le bord ptérygostomien est réuni au sternum thoracique, les orifices de Milne Edwards occupent, non pas la base des chélipèdes, mais une fente ovalaire du ptérygostome (Figs 1D, 2A, 3A-E). Les fentes ptérygostomiennes sont incurvées et très vastes, s'avançant en avant de la coxa des chélipèdes ; elles sont frangées de longues soies qui serviront de filtre. La fente, remplie par la coxa et par l'épipodite très développé des Mxp3, est généralement largement ouverte. Cependant, dans le genre *Trigonoplax* (non examiné), l'orifice de Milne Edwards serait en partie fermé par suite de la fusion latéro-distale des bords de la fente (Lucas 1980 : 154, fig. 5F).

Mxp3
Comme d'autres structures du corps chez les Hymenosomatidae, les maxillipèdes externes (Fig. 3A-E) montrent une grande variété de formes. Ils varient d'allongés-étroits-couvrant une faible partie du cadre buccal (Mxp3 pédiformes à subpédiformes) à courts-larges-couvrant plus ou moins complètement le cadre buccal (Mxp3 operculiformes). L'ischion et le mérus ont donc des proportions différentes selon les genres ; le palpe peut être développé, parfois avec un très long dactyle comme dans le genre *Hymenicoides* (Fig. 1A), ou au contraire se réduire. L'exopodite porte un flagelle plus ou moins développé, orienté de façon variable, parfois complètement dirigé vers l'avant (*Hymenosoma*, Fig. 1B).

Plastron sternal
Au niveau des sternites 1-3 (la suture sternale 3/4 est souvent présente), le plastron sternal forme un écusson, qui s'avance plus ou moins profondément entre les Mxp3. Chez les genres primitifs, par exemple *Cancrocaeca* et *Hymenicoides*, il est très étroit et avancé ; chez *Odiomaris* (Figs 1D, 2A) il est encore prononcé ; ailleurs il se réduit. Chez tous les Hymenosomatidae, le sternum thoracique est considérablement élargi au niveau des sternites 4-8. Souvent très courtes, les sutures sternales thoraciques 4/5 à 7/8 sont séparées par un large espace, donc complètement interrompues (Fig. 2A). Le confinement des sutures aux parties latérales du plastron, lequel apparaît indivis dans la partie médiane, correspond à l'absence de phragmes squelettiques dans toute la région centrale du sternum thoracique (Figs 2C, E, 6F). Antérieurement aux chélipèdes, il y a jonction du plastron sternal au bord ptérygostomien (trabécule sterno-ptérygostomienne) et donc clôture (sauf rares exceptions) de l'orifice de Milne Edwards (Figs 1D, 2A).

Chez le mâle, le plastron est entaillé par une cavité sterno-abdominale généralement très réduite en longueur, parfois peu excavée (*Cancrocaeca*), plus souvent étroite et profonde (Figs 2A, 6A). Au contraire, chez la femelle (Figs 1C, 2B, D, F, G), c'est la plus grande partie du sternum qui se creuse pour former une cavité incubatrice, parfois avec des dispositifs particuliers (cf. *infra*).
Chez les Hymenosomatidae, les crochets de l'appareil bouton-pression se situent dans une partie indivise du sternum thoracique. Lorsque la cavité sterno-abdominale est très courte, comme chez *Odiomaris pilosus* (Fig. 6A), il sont placés postérieurement, ce qui n'indique pas leur appar-

tenance au sternite 5. Selon leur emplacement sur les flancs de la cavité sterno-abdominale, parfois sur une paroi très inclinée, leur intégration au métamère 5 est plus ou moins évidente (Guinot 1979a : 110, 149, fig. 30A, pl. 20, fig. 8, pl. 23, fig. 6).

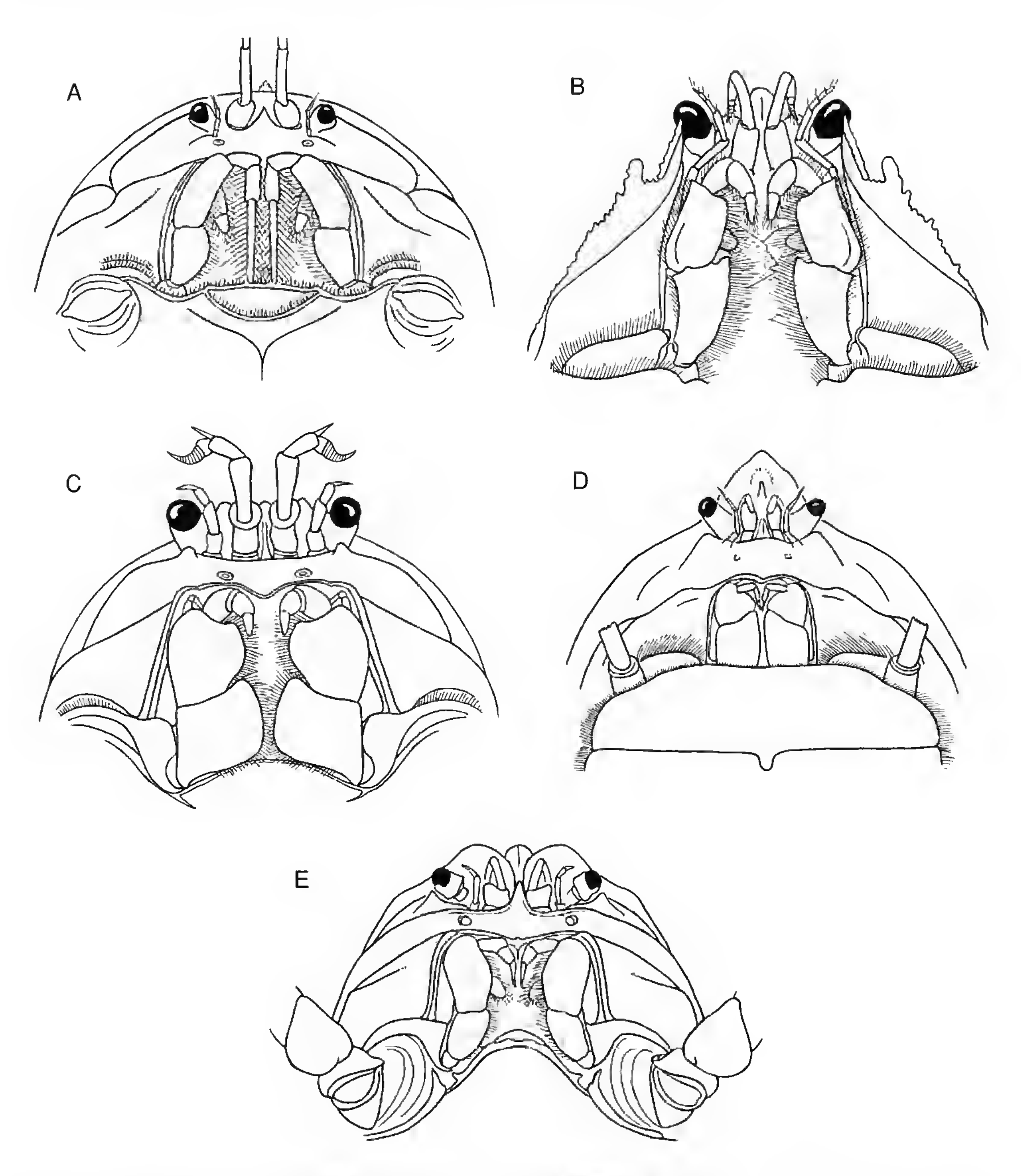


FIG. 3. — Mxp3 et fente ptérygostomienne chez les Hymenosomatidae. **A**, *Hymenicoides carteri* Kemp ; **B**, *Hymenosoma orbiculare* Desmarest ; **C**, *Halicarcinus planatus* (Fabricius) ; **D**, *Elamena xavieri* Kemp ; **E**, *Neorhynchoplax demeloi* (Kemp). (D'après Kemp 1917, respectivement figs 16, 1, 2, 25, 7).

Abdomen mâle

Chez tous les représentants connus de la famille des Hymenosomatidae, l'abdomen mâle (Fig. 2A), comme l'abdomen femelle (Fig. 2B), possède un nombre d'éléments qui n'est pas supérieur à six. Les carcinologistes ont diversement interprété le plan de base de l'abdomen :

1. Six segments originaux et telson « normal », avec une fusion segmentaire affectant les pléomères précédents.
2. Six segments au total, le telson étant plus ou moins implicitement assimilé au segment 6.
3. Par suite d'une constante soudure terminale (segment 6 soudé au telson), abdomen composé de six éléments maximum, avec, souvent en plus, des fusions affectant divers autres pléomères.

C'est pourquoi, dans la littérature, la numérotation des segments n'est pas uniforme pour une même espèce, avec non-homologie entre les segments dits fusionnés. L'interprétation formulée ici, qui correspond à la troisième hypothèse, se fonde en partie sur nos propres observations, mais aussi sur les données des auteurs ayant eu à leur disposition de nombreuses espèces. Nous avons reproduit les dessins de divers carcinologistes, notamment Lucas (1980) et Ng & Chuang (1996), avec la réserve qu'il est parfois difficile d'identifier les pléomères fusionnés, surtout chez des formes de très petite taille et peu calcifiées, et que toute interprétation est sujette à caution.

Guinot (1979a : 110, 149, fig. 30A, pl. 20, fig. 8) a déjà tenté d'apporter des preuves à l'appui de l'hypothèse (déjà envisagée par Targioni Tozzetti 1877 : 181 ; Lucas 1980) selon laquelle le segment abdominal 6 est réuni au telson chez les Hymenosomatidae. Ce dernier élément du corps est ici assimilé à un pléotelson (segment 6 + telson). Même si l'emplacement d'une telle fusion est inhabituel chez les Crabes, la soudure du segment abdominal 6 avec le telson nous apparaît aujourd'hui avec une pleine évidence. Réalisée chez tous les représentants de la famille, à la morphologie par ailleurs très diverse et aux préférences écologiques extrêmement différentes, la fusion constante des deux derniers éléments de l'abdomen aboutissant à la formation d'un pléotelson apparaît comme une synapomorphie majeure dans la famille des Hymenosomatidae. Une nouvelle nomenclature des parties de l'abdomen permettra d'éviter toute confusion pour leur désignation.

La formation d'un pléotelson est un processus rencontré parfois chez les Crustacés. Rappelons que le segment originel 7 a disparu chez presque tous les Malacostracés et que le telson n'a pas valeur de métamère. Chez certains Malacostracés (par exemple *Astacus* Pallas 1772, où l'on distingue en effet deux zones dans l'élément terminal), Gruner (1993) dénomme pléotelson « simple » le résultat de la fusion du pléomère 7 et du telson, les uropodes formant avec le pléotelson un éventail caudal. On peut se demander si le telson très allongé, qui constitue l'état plésiomorphe chez les Crabes (Homolodromiidae par exemple), ne correspondrait pas au segment originel 7 soudé au telson et disparu partout ailleurs (Guinot 1995). Néanmoins, aucune trace discernable de deux éléments ou de suture n'existe, contrairement à *Astacus*.

À ce pléotelson peuvent se rattacher d'autres pléomères, jusqu'à aboutir finalement à la fusion de tous les pléomères abdominaux en un pléotelson unique (Isopodes, Tanaïdacés).

Chez les Brachyoures, l'abdomen mâle est dans la plupart des cas nettement segmenté, mais le segment originel 7 a toujours complètement disparu, d'où un abdomen typiquement composé de 6 segments + le telson. Quand il y a des fusions, elles intéressent le plus souvent les pléomères 3-4, parfois 3-5. Même dans les rares groupes de Crabes où l'on peut constater la réunion du segment 6 et du telson, il n'est jamais fait mention de pléotelson. Pourtant, un pléotelson « simple » (ici, chez les Crabes, il s'agit de la réunion du segment 6 et du telson) caractérise presque tous les Majoidea de la famille des Inachidae et tous les Inachoididae (cf. *infra*).

Un pléotelson avancé existe, parmi les Podotremata, chez certains Cyclodorippoidea ainsi que, parmi les Heterotremata, chez divers genres et espèces de Pinnotheridae (cf. *infra*).

La tendance à la réduction du nombre de segments abdominaux se manifeste dans les deux sexes chez divers Cyclodorippoidea. On observe, en plus des cas de pléotelson « simple » (telson soudé au seul segment 6), des cas de pléotelson

auquel se fusionne le segment 5, par exemple chez le mâle de *Ketamia handoki* Tavares, 1993 (*cf.* Fig. 5J), ou de *Lonchodactylus messingi* Tavares *et* Lemaitre, 1996. Chez la femelle cyclodorippoïdienne, le pléotelson peut être long (*Xeinostoma eucheir* Stebbing) ou former une large calotte semi-elliptique (*Cyclodorippe antennaria* A. Milne Edwards, 1880, *cf.* Tavares 1992, fig. 2C, E).

Chez les Pinnotheridae, l'abdomen mâle comprend, en arrière du telson, soit les six segments de base, soit un nombre plus réduit. Dans la révision du genre *Fabia* Dana, 1851, Campos (1996 : 1160, 1165, 1173) note que le genre se caractérise chez le mâle par « *two or more fused abdominal somites* ». Chez *F. subquadrata* Dana, 1851, seuls les segments 2-4 sont fusionnés et il n'y a pas de pléotelson. En revanche, chez *F. emiliai* (Melo, 1971) et *F. carvachoi* Campos, 1996 (Fig. 5K), la soudure du segment 6 au telson aboutit à la formation d'un pléotelson simple. Un pléotelson plus avancé, par soudure des segments 5-6 au telson mais avec sutures de démarcation encore décelables, est présenté par *F. tellinae* Cobb, 1973 (Fig. 5L).

Parmi les Brachyoures, c'est dans la famille des Hymenosomatidae que se rencontrent les cas les plus extrêmes de réduction segmentaire de l'abdomen.

Chez les Hymenosomatidae, les arguments en faveur de l'hypothèse « segment 6 soudé au telson » sont les suivants :

1. Trace de la fusion du segment abdominal 6 et du telson. Une trace de suture entre ces deux éléments originels a été très rarement mentionnée dans la littérature, mais cependant quelques espèces présentent cette condition plésiomorphe. Une légère trace de la fusion se rencontre chez *Halicarcinus whitei* (Miers, 1876), figurée par Melrose (1975 : 74, fig. 33D) qui signale « *a remnant of the suture cutting off the seventh segment* » (Fig. 4A). Entre le segment 6 et le telson, une faible trace se distingue sur l'abdomen d'un individu mâle immature d'*Halimena aotearoa* Melrose (1975, fig. 54I). Ces cas semblent exceptionnels et l'on peut dire que, chez l'ensemble des Hymenosomatidae, toute trace de la liaison segmentaire entre le dernier segment et le telson a disparu.

Il existe des cas de pléotelson composé de plus d'un pléomère, par exemple quand le pléomère 5 se fusionne au segment 6 et s'intègre au pléotelson. Chez *Elamena globosa* Chuang *et* Ng, 1991 (*cf.* Ng & Chuang 1996, fig. 8D), une trace de suture serait encore visible entre le segment 5 et le pléotelson, indication d'une fusion des trois éléments terminaux de l'abdomen (Fig. 5A) (Ng comm. pers.). L'abdomen mâle d'*E. mendosa* Chuang *et* Ng, 1991, peut s'interpréter avec le pléomère 5 complètement soudé au pléotelson, sans liaison segmentaire visible (cf. *infra* et Fig. 5B).

Une fusion peut intéresser un nombre plus élevé de pléomères, le pléotelson se fusionnant par exemple avec l'unité composée des segments 3-5. La suture délimitant le pléotelson peut être encore distincte, par exemple chez *Neorhynchoplax minima* (Lucas *et* Davie, 1982) (Fig. 5H) et chez *N. thorsbornei* (Lucas *et* Davie, 1982 : 406) [corrigé en *thorsborneorum*, *cf.* Ng & Chuang 1996 : 19]. Dans leur nouveau genre *Crustaenia*, chez *C. palawanensis* (Serène, 1971), Ng & Chuang (1996 : 17, fig. 6H) signalent le cas similaire d'un abdomen mâle composé de trois éléments seulement, avec les pléomères 3-5 soudés au telson, ou plutôt (selon notre interprétation) au pléotelson : les traces de fusion sont à peine discernables (Fig. 5I) (à noter que chez la femelle de *Crustaenia*, ce sont les pléomères 2-5 qui sont fusionnés en une large calotte discoïde, Fig. 7D, cf. *infra*).

2. L'emplacement des pléopodes chez la femelle. Chez la plupart des Brachyoures, le segment abdominal 1 est dépourvu de pléopodes tandis que les segments suivants 2-5 portent chacun une paire de pléopodes biramée, le segment 6 étant normalement dépourvu de pléopodes (pas d'uropodes). Chez les genres d'Hymenosomatidae à segments abdominaux non fusionnés, par exemple *Elamena vesca* Ng *et* Richer de Forges, 1996 (Fig. 7A), nous observons que la quatrième paire de pléopodes s'articule tout juste en arrière de l'élément terminal. Ce dernier doit donc être interprété comme résultant de la fusion du segment 6 avec le telson, et il y a bien un

pléotelson qui fait suite au segment 5.
Chez les genres d'Hymenosomatidae où, en plus du pléotelson, une coalescence intéresse d'autres segments abdominaux, la paire 5 de pléopodes ovifères vient s'articuler sur une large calotte indivise de l'abdomen, toujours en arrière du pléotelson, par exemple chez la femelle de *Micas minutus* Ng *et* Richer de Forges, 1996 et de *M. falcipes* Ng *et* Richer de Forges, 1996 (Fig. 7C).

3. L'emplacement des fossettes de l'appareil bouton-pression pour l'accrochage de l'abdomen. Guinot (1979a : 110, 149, fig. 30A, pl. 20, fig. 8, pl. 23, fig. 6) a montré que, chez les Brachyoures avec bouton-pression de type classique, la fossette appartient toujours au pléomère 6. Or, chez tous les Hymenosomatidae, la fossette abdominale qui correspond à la saillie sternale se trouve sur le tout dernier élément du pléon, dans sa partie basale (Figs 2A, 6B-D). Cette position atypique des fossettes ne peut s'expliquer que par la fusion du segment 6 et du telson. Un argument supplémentaire est fourni par la présence, chez le mâle, de plaques intercalaires en grande partie mobiles, par exemple dans le genre *Odiomaris* Ng *et* Richer de Forges, 1996, chez *O. pilosus* (A. Milne Edwards, 1873) (Fig. 6B-E), ou chez *Amarinus angelicus* (Holthuis) (Fig. 4B). À la face interne, la plaque intercalaire porte une profonde fossette, bordée extérieurement par un fort bourrelet et rattachée au pléotelson par une membrane (Bouchard 1996). Ces plaques mobiles sont ici homologuées à la dernière paire de pléopodes, celle du pléomère 6, c'est-à-dire à des uropodes vestigiaux. Rappelons que, chez de nombreux Dromiidae, les uropodes sont impliqués dans le maintien de l'abdomen (McLay 1993).
On peut interpréter les diverses dispositions montrées par les Hymenosomatidae comme un modèle de la modification graduelle des plaques intercalaires mobiles en simples fossettes d'accrochage. L'emplacement est identique, la fonction similaire (cf. *infra*, plaques intercalaires ou uropodes). Dans la condition plésiomorphe, les uropodes sont représentées par des pièces encore mobiles (*Amarinus* spp., *Odiomaris* spp.) ou par des différenciations qui, sur la face dorsale de l'abdomen mâle, se devinent à des expansions (pléotelson trilobé du genre *Hymenicoides* Kemp, *cf.* Fig. 4E) ou à des saillies parfois très marquées (Fig. 4C-D). Dans la condition apomorphe, les plaques intercalaires disparaissent en tant que telles et il ne reste que les fossettes visibles ventralement, toujours localisées à la base du pléotelson.

4. Un autre argument peut être tiré de la disposition larvaire. Lucas (1971) et Williamson (1982 : 57, 64) indiquent bien que le dernier somite abdominal et le telson des Hymenosomatidae (et aussi de certains Inachinae) sont soudés durant tous les stades larvaires, comme chez l'adulte, c'est-à-dire que le segment 6 n'est jamais différencié. Les grandes dimensions de ce « telson » à l'état larvaire de nombreux Hymenosomatidae laissent bien supposer qu'il s'agit d'un pléotelson. Ce dernier peut être extrêmement long et presque rectangulaire, par exemple chez *Halicarcinus* et *Hymenosoma* (Fig. 10A : *H. depressa* Jacquinot, 1853), ou plus court et avec deux avancées latérales, par exemple chez *Neohymenicus* et *Elamena* (Fig. 10B, *E. producta* Kirk, 1979) (Wear & Fielder 1985 : 38, 82, 83). Les ontogénéticiens insistent tous sur la réduction de la furca caudale chez les Hymenosomatidae, sur l'absence de pléopodes (même à l'état de « *buds* ») à tous les stades ou, au moins, aux stades zoés II et III, ainsi que sur la totale disparition à la fois des pléopodes et des uropodes dès les premiers stades jeunes crabes (cf. *infra*).

Chez les Hymenosomatidae, le nombre de segments abdominaux, qui varie beaucoup selon les genres, se réduit non seulement du fait de la réunion du segment 6 au telson mais aussi du fait de la fusion de divers autres pléomères. Voici, selon les genres, des exemples (liste non exhaustive) des modalités rencontrées pour l'abdomen mâle (le nombre total de segments abdominaux n'a pas toujours été représenté sur les figures).

Abdomen de six segments + telson.
Halicarcinus White, 1846, *pro parte* : Fig. 4A, *H. whitei* (Miers, 1876), avec un vestige de la suture entre le segment 6 et le telson.
Halimena Melrose, 1975 : chez un individu mâle

immature d'*H. aotearoa* Melrose (1975, fig. 54I), une trace de suture entre le segment 6 et le telson est visible.

Pléotelson + cinq segments. Cas de pléotelson « simple », *Amarinus* Lucas, 1980 : Fig. 4D, *A. lacustris* (Chilton, 1882) ; Fig. 4B, *A. angelicus* (Holthuis, 1968) ; Fig. 4C, *A. lutarius* Lucas *et* Davie, 1982. Présence de plaques intercalaires.
Odiomaris Ng *et* Richer de Forges, 1996 : Fig. 6C, *O. pilosus* (A. Milne Edwards). Présence de plaques intercalaites.
Trigonoplax H. Milne Edwards, 1853 : Fig. 4F, *T. longirostris* McCulloch, 1908.

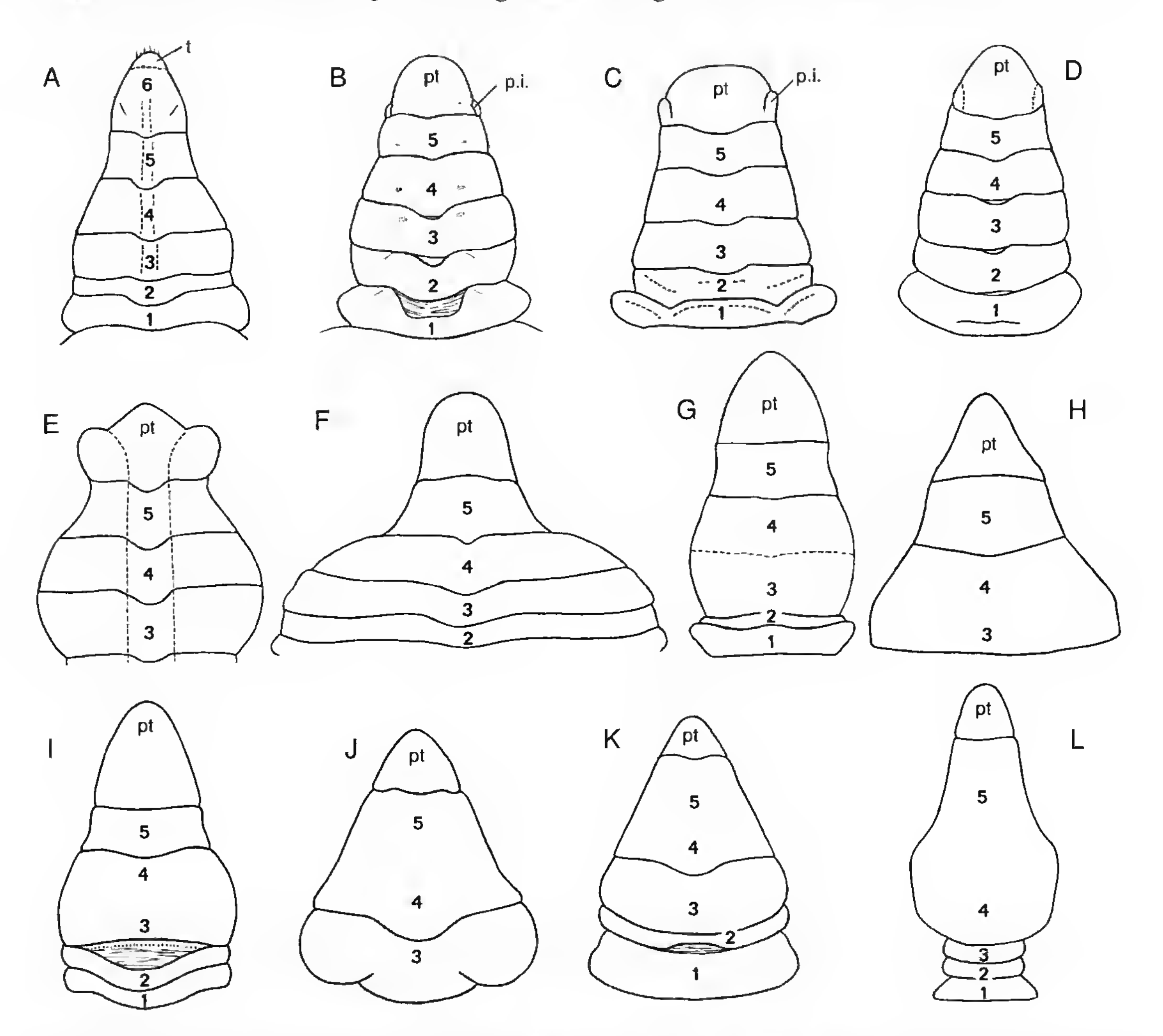


FIG. 4. — ♂, abdomen chez les Hymenosomatidae. **A**, six segments + telson (**t**), avec suture vestigiale (en pointillés) indiquant la fusion du segment 6 et du telson : *Halicarcinus whitei* (Miers) (d'après Melrose 1975 : 74, fig. 33D). **B**-**D**, cinq segments (1-5) + pléotelson (**pt**) muni de plaques intercalaires (**p.i.**), soit différenciées, soit seulement délimitées par une ligne de suture (en pointillés) : **B**, *Amarinus angelicus* (Holthuis) (d'après Holthuis 1968, fig. 1d) ; **C**, *A. lutarius* Lucas *et* Davie (d'après Lucas & Davie 1982, fig. 9e) ; **D**, *A. lacustris* (Chilton) (d'après Lucas 1980, fig. 7B) ; **E**, cinq segments (1-5) + pléotelson trilobé : *Hymenicoides carteri* Kemp (d'après Kemp 1917, fig. 21) ; **F**, cinq segments (1-5) + pléotelson : *T. longirostris* McCulloch (d'après Lucas 1980, fig. 8A). **G**-**I**, quatre segments + pléotelson, avec fusion des segments 3-4 : **G**, *Halicarcinides nuytsi* (Hale) (d'après Lucas 1980, fig. 8C), avec suture encore visible (en pointillés) ; **H**, *Elamena vesca* Ng *et* Richer de Forges (d'après Ng & Richer de Forges 1996, fig. 8E) ; **I**, *Micas falcipes* Ng *et* Richer de Forges (d'après Ng & Richer de Forges 1996, fig. 4L). **J**-**L**, quatre segments + pléotelson, avec fusion des segments 4-5 : *Elamenopsis lineata* A. Milne Edwards (J, d'après Ng & Chuang 1996, fig. 16C ; K, d'après Lucas 1980, fig. 8E) (pour l'interprétation, voir le texte) ; **L**, *Neorhynchoplax dentata* Ng (d'après Ng 1995, fig. 1I).

Hymenicoides Kemp, 1917 : Fig. 4E, *H. carteri* Kemp, 1917. Pléotelson trilobé, sauf chez *H. naiyanetri* (Chuang *et* Ng, 1991), à l'origine placé dans un genre à part, *Limnopilos*, puis mis en synonymie avec *Hymenicoides* (Ng 1995).
Neohymenicus Lucas, 1980.
Cancrocaeca Ng, 1991.
Halicarcinus White, 1846, *pro parte*. Exception de *H. whitei*, cf. *supra*, et de *H. hondai* (Takeda *et* Miyake, 1971) où les segments 3-4 semblent fusionnés (*cf.* Lucas 1980 : 184).
Hymenosoma Desmarest, 1825 (sutures difficiles à distinguer et présence de plaques intercalaires chez *H. hodgkini* Lucas, 1980, *cf.* Lucas 1980 : 170, fig. 7I).
Elamena H. Milne Edwards, 1837, *pro parte* : *E. producta* Kirk, 1879, *E. momona* Melrose, 1975, *E. magna* Ng *et* Chuang, 1996.

Pléotelson + quatre segments distincts. Par fusion :
– des segments 3-4 : *Halicarcinides* Lucas, 1980 : Fig. 4G, *H. nuytsi* (Hale, 1927), la suture étant douteuse (*cf.* Lucas 1980 : 206, 207).
Elamena pro parte : Fig. 4H, *E. vesca* Ng *et* Richer de Forges, 1996 ; *E. cristatipes* Gravely, 1927 (*cf.* Ng & Chuang 1996, fig. 7H) ; *E. sundaica* Ng *et* Chuang, 1996.
Neorhynchoplax Sakai, 1938, *pro parte* : Fig. 5C, *N. mangalis* (Ng, 1988) (*cf.* Ng 1988 : 277, fig. 1E ; 1995 : 14 ; Ng & Chuang 1996, figs 24E, 25E), la suture entre les segments 4 et 5 pouvant devenir indiscernable chez les individus âgés, lesquels ont alors les segments 3-5 fusionnés (cf. *infra*).
Micas Ng *et* Richer de Forges, 1996 : Fig. 4I, *M. falcipes* Ng *et* Richer de Forges, 1996 ; *M. minutus* (A. Milne Edwards, 1873) (*cf.* Ng & Richer de Forges 1996, fig. 3D).

– des segments 4-5, sans suture marquée : *Elamenopsis* A. Milne Edwards, 1873 : Fig. 4J-K, *E. lineata* A. Milne Edwards, 1873 (*cf.* Lucas 1980, fig. 8E ; Ng & Chuang 1996, figs 15H, 16C), *E. comosa* Ng *et* Chuang, 1996.
Neorhynchoplax Sakai, 1938, *pro parte* : Fig. 4L, *N. dentata* Ng, 1995 (*cf.* Ng 1995, fig. 1I ; Ng & Chuang 1996, fig. 22I).

– du segment 5 avec le pléotelson :
Fig. 5A, *Elamena globosa* Chuang *et* Ng, 1991, avec la suture qui peut être encore visible (Ng comm. pers.) ; Fig. 5B, *E. mendosa* Chuang *et* Ng, 1991, envisagé par Ng & Chuang (1996 : 29, 31, fig. 10H) comme ayant peut-être les segments 3 et 4 fusionnés, mais interprété ici comme ayant le segment 5 soudé au pléotelson sans suture visible (comme chez la femelle) ; à noter que chez les mâles les plus grands d'*E. mendosa*, une fusion peut, en plus, intéresser les somites 2 et 3.

Pléotelson + trois segments distincts. Par fusion des segments 3-5 : *Neorhynchoplax* Sakai, 1938, *pro parte* (nombreuses espèces) : Fig. 5D, *N. demeloi* (Kemp, 1917) ; Fig. 5F, *N. aspinifera* (Lucas, 1980) ; Fig. 5E, *N. introversa* (Kemp, 1917) ; Fig. 5G, *N. nasalis* (Kemp, 1917) ; Fig. 5C, individus âgés de *N. mangalis* (Ng, 1988), où a disparu entre les segments 4 et 5 la suture visible chez les individus plus jeunes (cf. *supra*).

Abdomen composé de trois éléments au total. Par fusion du pléotelson avec l'ensemble composé des segments 3-5, la suture entre le segment 5 et le pléotelson étant plus ou moins discernable (cas le plus avancé de pléotelson).
Neorhynchoplax Sakai, 1938, *pro parte* : Fig. 5H, *N. minima* (Lucas *et* Davie, 1982), la suture entre les segments 3-5 soudés et le telson étant encore apparente ; *N. thorsborneorum* (Lucas *et* Davie, 1982 : 406).
Crustaenia Ng *et* Chuang (1996 : 17, fig. 6H) : Fig. 5I, *C. palawanensis* (Serène, 1971), l'abdomen mâle ayant les segments 3-5 soudés au pléotelson, avec des traces à peine visibles de l'ancienne suture.
Une trace de suture encore visible chez un immature peut disparaître chez l'adulte ou une trace de suture présente chez l'adulte peut disparaitre chez un individu âgé. C'est avec précaution que l'on utilisera le nombre de segments abdominaux comme un caractère générique, compte tenu des divers degrés d'ankylose observés. À noter que, dans la reconstruction phylogénétique d'une quinzaine de genres de Majoïdea à l'aide de caractères larvaires, Marques & Pohle (1996 : 10) font remarquer que la réduction de la segmenta-

tion ne s'est pas révélée comme constituant un caractère dérivé.

Il n'en demeure pas moins que les différentes dispositions de l'abdomen mâle rencontrées chez les Hymenosomatidae permettent l'hypothèse d'un morphocline, avec les diverses étapes évolutives. L'état plésiomorphe est : aucun segment fusionné, à l'exception du segment 6 et du telson, donc

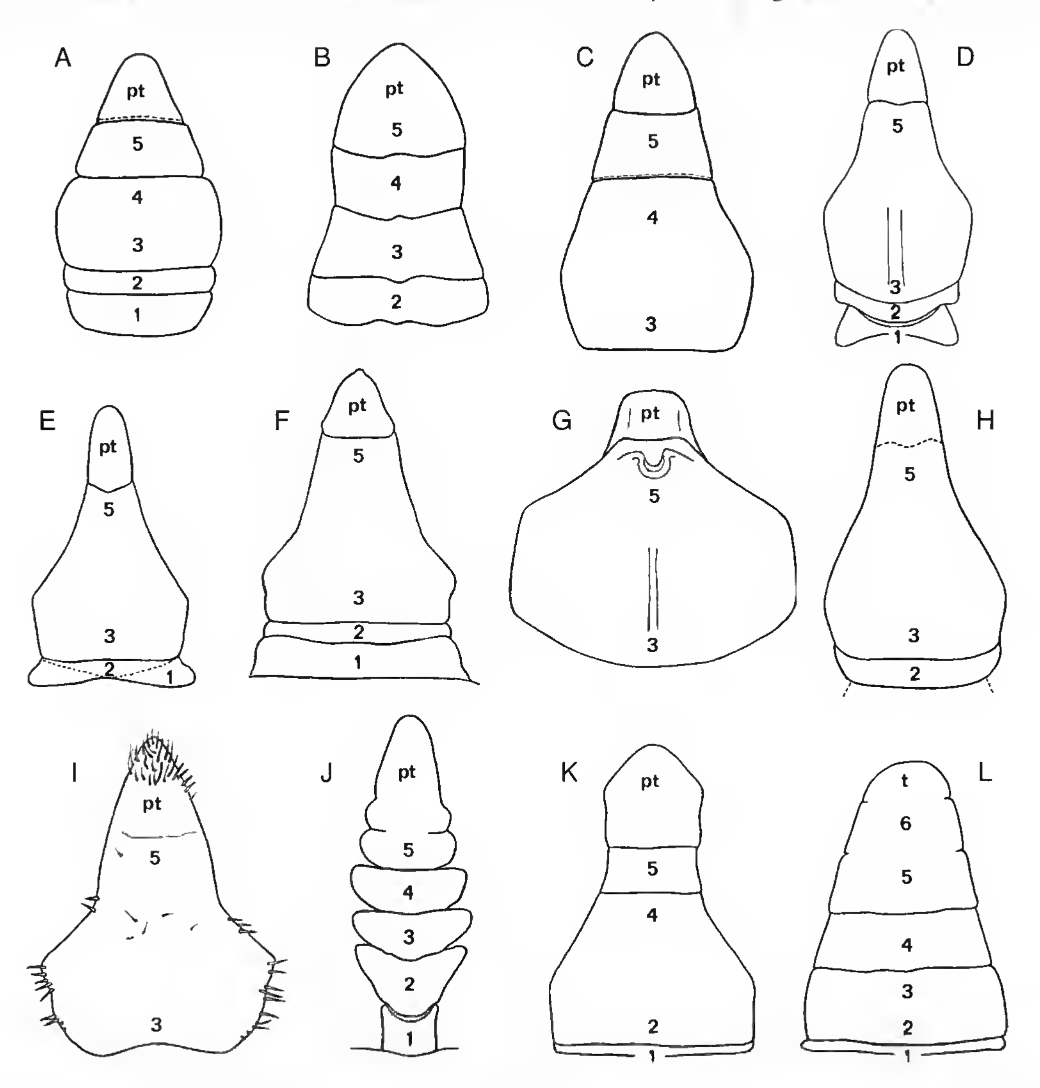


FIG. 5. — **A-I** : ♂, abdomen chez les Hymenosomatidae. **A**, **B**, quatre segments + pléotelson (**pt**), avec fusion du segment 5 avec le pléotelson : **A**, *Elamena globosa* Chuang *et* Ng, avec la suture encore visible (en pointillés) (d'après Ng & Chuang 1996, fig. 8D) ; **B**, *Elamena mendosa* Chuang *et* Ng (d'après Ng & Chuang 1996, fig. 10H) (pour l'interprétation, voir le texte) ; **C**, quatre segments + pléotelson, avec fusion des segments 3-4 : *Neorhynchoplax mangalis* (Ng), la suture entre les segments 4-5 pouvant disparaître chez les individus âgés (d'après Ng 1988, fig. 1E) ; **D-G**, trois segments distincts + pléotelson, avec fusion des segments 3-5 : **D**, *Neorhynchoplax demeloi* (Kemp) (d'après Kemp 1917, fig. 9) ; **E**, *N. introversus* (Kemp) (d'après Kemp 1917, fig. 11c) ; **F**, *N. aspinifera* (Lucas) (d'après Lucas 1980, fig. 8D) ; **G**, *N. nasalis* (Kemp) (d'après Kemp 1917, fig. 15) ; **H-I**, trois éléments au total, avec fusion du pléotelson avec les segments 3-5 : **H**, *Neorhynchoplax minima* (Lucas *et* Davie), avec la suture encore apparente (en pointillés) entre les segments 3-5 et le telson (modifié d'après Lucas & Davie 1982, fig. 2b) ; **I**, *Crustaenia palawanensis* (Serène) (d'après Ng & Chuang 1996, fig. 6H). **J-L**, par comparaison, pléotelson (**pt**) chez un Podotremata Cyclodorippoidea et chez deux Heterotremata de la famille des Pinnotheridae : **J**, *Katamia handokoi* Tavares (d'après Tavares 1993, fig. 17b) ; **K**, **L**, genre *Fabia* Dana : **K**, *F. carvachoi* Campos ; **L**, *F. tellinae* Cobb, avec l'indication des segments 5 et 6 et du telson (**t**) (d'après Campos 1996, respectivement figs 3D et 9D).

cinq segments + pléotelson. L'état apomorphe correspond à l'abdomen mâle composé de quatre éléments (trois éléments + pléotelson), voire de trois éléments seulement au total. Pour la soudure des segments abdominaux de l'abdomen chez la femelle, cf. *infra*.

Outre le nombre de ses composants, l'abdomen mâle varie également par sa forme générale. Chez de nombreux Hymenosomatidae, l'abdomen mâle forme une languette très courte, soit régulièrement ovalaire soit plus triangulaire, avec un rétrécissement marqué dans la moitié distale. Mais la largeur des segments peut s'amplifier fortement, aboutissant à des dispositions inhabituelles pour un abdomen mâle : par exemple, un abdomen dilaté chez *Hymenicoides carteri* Kemp, 1917 (Fig. 4E) et très élargi chez *Trigonoplax longirostris* McCulloch, 1908 (Fig. 4F). Chez *Neorhynchoplax nasalis* (Kemp, 1917) (Fig. 5G), l'abdomen mâle offre une très vaste pièce composée des segments 3-5 fusionnés, qui ressemble à la cavité incubatrice d'une femelle.

Plaques intercalaires, uropodes et dispositif d'accrochage de l'abdomen

Il est important de noter la présence d'une paire de plaques intercalaires, situées à la base du pléotelson, sur l'abdomen mâle de quelques genres (*Odiomaris* Ng *et* Richer de Forges, 1996 ; *Amarinus* Lucas, 1980 ; *Halicarcinus* pro parte ; *Hymenosoma* Desmarest, 1825, *pro parte*). Ces pièces peuvent même être mobiles, par exemple chez *Odiomaris pilosus* (A. Milne Edwards, 1873) (Figs 2A, 6B-E) et chez *Amarinus angelicus* (Holthuis, 1968 : 115, où est signalé « *a small movable segment attached to the base of the telson and the postero-lateral angle of the sixth somite* ») (Fig. 4B). Il faudra vérifier si, chez ces espèces, de telles formations existent sur l'abdomen de la femelle immature.

C'est chez les genres primitifs, à abdomen toujours composé de segments non fusionnés (sauf le pléotelson), que l'on observe fréquemment à la base du pléotelson la présence de ces plaques intercalaires. Celles-ci sont, soit complètement séparées et en grande partie mobiles, soit différenciées mais immobiles, tantôt délimitées par une suture plus ou moins distincte (Lucas 1980, fig. 7) (Fig. 4C, D). Ou bien, comme chez *Hymenicoides* Kemp, 1917, la forme trilobée du telson suggère l'emplacement des plaques intercalaires fusionnées au telson (Fig. 4E).

À propos d'*Amarinus angelicus*, Holthuis (1968 : 115-116) signale qu'il n'a jamais observé de telles formations chez les Brachyoures à l'exception des Dromiidae (allusion aux uropodes), et il souhaite que l'on puisse vérifier si ce caractère est d'ordre générique. Chez *Hymenosoma hodgkini* Lucas, 1980, de « petites pièces intercalaires » sont apparentes (Lucas 1980 : 170, fig. 7I), alors que de telles structures ne se rencontrent pas chez les autres *Hymenosoma* (*H. orbiculare* Desmarest, 1825 et *H. depressa* Jacquinot, 1853), ce qui laisse un doute quant à la monophylie du genre *Hymenosoma*.

L'état plésiomorphe de l'abdomen encore composé de tous les segments distincts (sauf le 6 soudé au telson) s'accompagne ou non de la présence de plaques intercalaires. La transformation des plaques intercalaires mobiles en éléments immobiles puis indistincts illustre le passage vers l'apomorphie (pièces complètement disparues). Le telson trilobé d'*Hymenicoides carteri* Kemp, 1917 (Fig. 4E) et d'*H. microrhynchus* Ng, 1995, aux segments abdominaux non fusionnés, représenterait un état intermédiaire. Pour Lucas (1980 : 197) « *the trilobate telson results from contouring of its lateral region to provide cavities to receive the apices of the first pleopods* ». Ng & Chuang (1996 : 50) suggèrent bien que le telson trilobé d'*Hymenicoides* n'est pas sans rapport avec les plaques intercalaires d'*Amarinus*, « *this might suggest a common ancestral line* ». Le genre cavernicole d'Indonésie *Cancrocaeca* Ng, 1991 (p. 61), selon Ng étroitement apparenté à *Amarinus* et, à notre avis, très primitif (cf. *infra*), possède des segments abdominaux tous articulés dans les deux sexes mais ne montre pas de pièces intercalaires visibles. Chez le seul petit mâle que nous avons observé, la cavité sterno-abdominale courte et large est remplie par les pléopodes sexuels 1 forts, torsadés (Fig. 9A). Les fossettes et les boutons d'accrochage correspondants sont difficiles à discerner, mais il semble bien que le dispositif bouton-pression fasse intervenir la base du pléotelson.

Lorsque les plaques intercalaires ont disparu en tant que telles, le même emplacement à la face

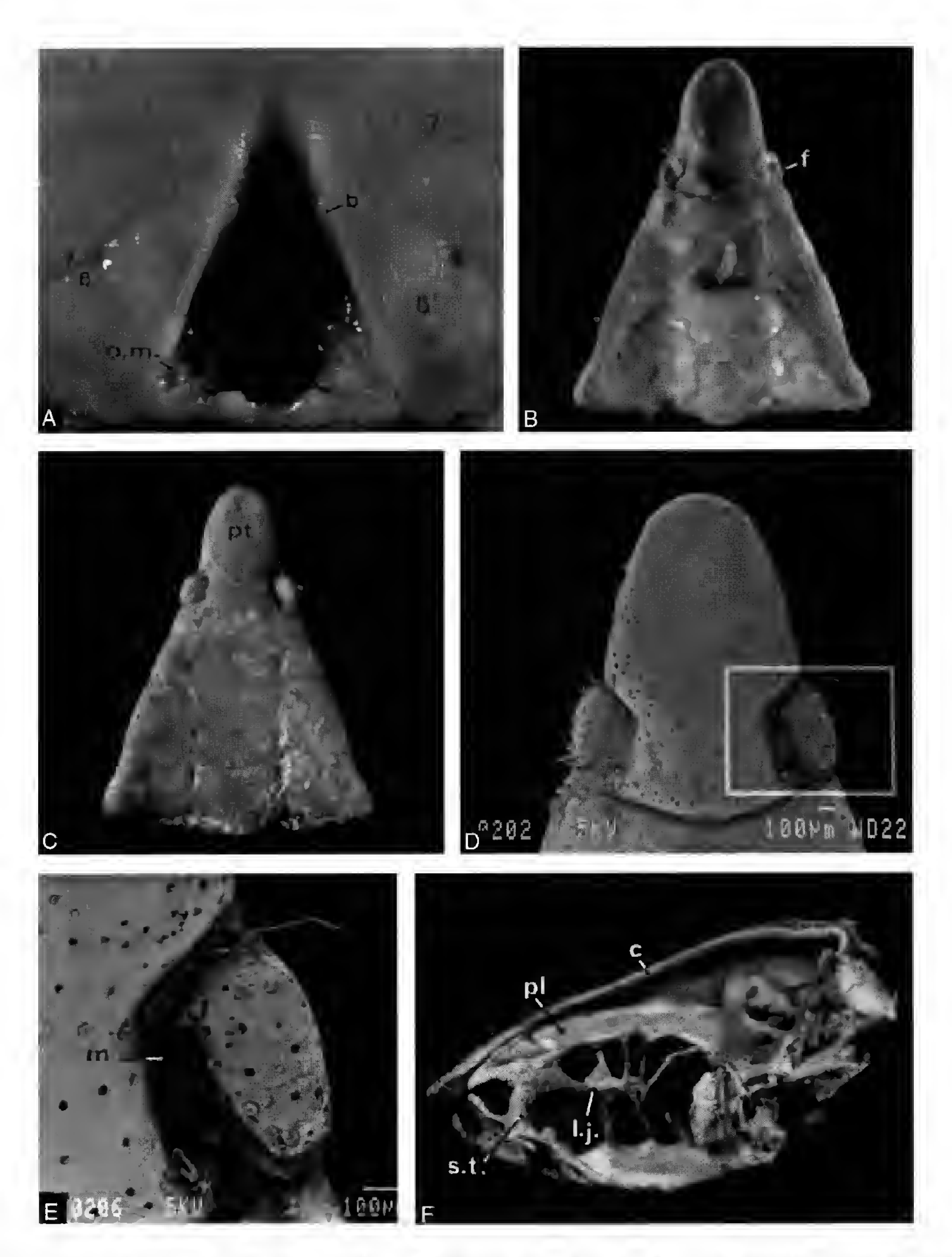


FIG. 6. — *Odiomaris pilosus* (A. Milne Edwards). **A-E**, ♂, appareil d'accrochage de l'abdomen ; **A**, cavité sterno-abdominale sans l'abdomen ; **B**, abdomen, face ventrale ; **C**, *Idem*, face dorsale, avec les plaques intercalaires mobiles qui portent les fossettes ; **D-E**, détail du pléotelson en microscopie électronique, à divers grossissements (photos J.-M. Bouchard) : **D**, vue d'ensemble du pléotelson ; **E**, gros plan de la plaque intercalaire mobile. **F**, squelette endophragmal en coupe sagittale (préparation S. Secretan, photographie D. Serrette). **b**, crochet de l'appareil bouton-pression ; **c**, carapace ; **f**, fossette de l'appareil bouton-pression ; **l.j.**, lame de jonction ; **m**, membrane d'articulation ; **o.m.**, orifice sexuel mâle ; **pl**, pleurites ; **pt**, pléotelson ; **s.t.**, selle turcique ; **7**, **8**, sternites thoraciques 7 et 8 ; **7/8**, suture sternale thoracique 7/8.

ventrale de l'abdomen est occupé par les seules fossettes de l'appareil bouton-pression, qui viennent coiffer les deux saillies sur la paroi oblique de la cavité sterno-abdominale (Fig. 6A, B), ce qui a pour effet de maintenir l'abdomen appliqué contre la face ventrale.

Nous formulons deux hypothèses :
1. Les plaques intercalaires sont les vestiges des uropodes du segment 6, au même titre que les uropodes des Dromioidea (Guinot 1995).
2. Les fossettes abdominales représentent les vestiges des plaques intercalaires, donc des uropodes.
Ces hypothèses sont rendues plausibles par le fait que les plaques intercalaires sont mobiles ou différenciées seulement chez des Hymenosomatidae à segments abdominaux non fusionnés, c'est-à-dire chez les formes parmi les plus primitives de la famille (Figs 2A, 4B, 6 B-D). Dans l'appareil bouton-pression des Crabes, si le crochet sternal apparaît comme une néoformation, l'origine uropodiale de la fossette se voit confirmée par ce que nous observons chez les Hymenosomatidae.
Pérez (1928) a tracé l'histoire de l'appareil de l'accrochage chez les Brachyoures. Dans sa pensée, le début du chemin évolutif est jalonné par les Dromies qui utilisent leurs uropodes par un mécanisme analogue à celui des Pagures arc-boutés au fond de leur coquille par les crampons de leurs uropodes. Ensuite, le type Brachyoure s'est mis en place, avec une fossette qui « boutonne » l'abdomen au plastron thoracique, le rebord de la fossette correspondant au « dernier vestige de l'uropode évanoui ». Hartnoll (1975) partage l'idée que la fossette pourrait bien représenter l'homologue de l'uropode.
Chez les Hymenosomatidae, la place des fossettes sur le dernier élément abdominal, à la base du pléotelson, au lieu d'un sixième pléomère bien défini, est inhabituelle chez les Brachyoures. Nous retrouvons cette même disposition chez certains Majoidea (cf. *infra*).

Abdomen femelle
Chez la femelle, où il existe aussi un pléotelson (mais parfois très petit et comme enchâssé dans le segment précédent, Fig. 7D), le nombre de segments abdominaux ne dépasse jamais cinq, comme chez le mâle, et tend à se réduire. L'état plésiomorphe se présente avec cinq segments distincts, et l'état apomorphe avec le pléotelson « simple » soudé à une large pièce composée des segments 2-5 soudés.
Chez certains genres, la non-fusion (sauf le pléotelson) des segments est similaire dans les deux sexes (*Amarinus* Lucas, *Odiomaris* Ng *et* Richer de Forges, *Halicarcinus* White, *Neohymenicus* Lucas), ou bien une réduction affecte les mêmes pléomères. Chez d'autres genres et espèces, par exemple *Elamena vesca* Ng *et* Richer de Forges (1996, fig. 8E, F), la femelle (Fig. 7A) peut présenter un nombre moins réduit de pléomères que le mâle (Fig. 4H). Mais ce peut être l'inverse, avec un nombre plus réduit de pléomères chez la femelle que chez le mâle : comparer les figures 7C et 4I, *Micas falcipes* Ng *et* Richer de Forges, 1996. Chez *Elamenopsis lineata* A. Milne Edwards, 1873 (*cf.* Ng & Chuang 1996), d'interprétation difficile (l'élément terminal relativement petit est-il seulement le telson ou correspond-il à un pléotelson ?), la femelle (Fig. 7B) a les pléomères 3-5 fusionnés (parfois avec des traces latérales de sutures qui semblent indiquer la présence d'un segment 6), et le mâle (Fig. 4J, K) a les seuls segments 4-5 fusionnés.
Il y a fusion du pléotelson avec l'ensemble composé des segments 3-5 chez la femelle d'espèces du genre *Neorhynchoplax* : *N. octagonalis* (Kemp 1917) « *telson of female abdomen small, difficult to distinguish from segment 5 and possibly fused to it* » (Lucas 1980 : 194) ; *N. thorsborneorum* (Lucas & Davie 1982 : 406) « *segments 3-5 fused, telson also possibly fused, not clearly indicated* » ; *N. frontalis* (Lucas & Davie 1982 : 411) « *fused article consisting of segments 3-5 and also telson which is not differentiated from abdomen* » ; *N. minima* (Lucas & Davie 1982 : 409) « *telson apparently fused with segments 3-5 with suture evident* ».
Une réduction extrême et comparable du nombre de segments abdominaux s'observe chez *Crustaenia palawanensis* (Serène, 1971) où, dans les deux sexes, l'abdomen ne compte que trois éléments au total. Le mâle (Fig. 5I) a les segments 1 et 2 distincts, puis l'ensemble composé des segments 3-5 soudés au pléotelson, ce dernier étant délimité par une légère suture subterminale ; la femelle (Fig. 7D) a le seul segment 1 dis-

tinct, auquel fait suite la large calotte semi-circulaire composée des segments 2-5, enfin le pléotelson.

Plusieurs caractéristiques remarquables sont à relever chez la femelle des Hymenosomatidae.

1. Développement et modifications de l'abdomen. Son développement est souvent très important, avec un fort dépassement sur les côtés et en arrière du céphalothorax, de sorte que, largement visible en vue dorsale, l'abdomen devient plus vaste que le corps (Fig. 8F), à la manière de ce qui existe chez deux autres familles, les Cryptochiridae et les Pinnotheridae, qui comptent aussi les formes parmi les plus petites de Brachyoures. Cet élargissement, qui augmente la capacité de la cavité incubatrice, apparaît comme une compensation pour accroître la fécondité.

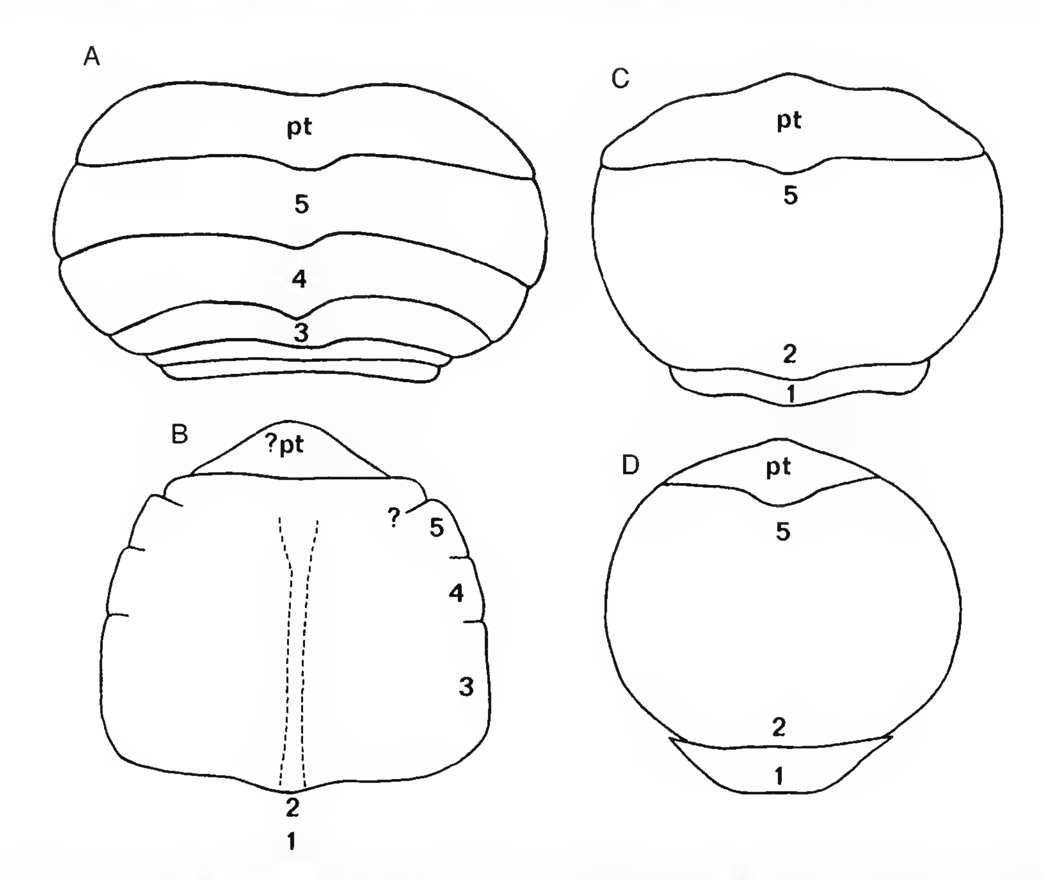


Fig. 7. — Abdomen ♀ chez les Hymenosomatidae. **A**, *Elamena vesca* Ng *et* Richer de Forges (d'après Ng & Richer de Forges 1996, fig. 8F) ; **B**, *Elamenopsis lineata* A. Milne Edwards (d'après Ng & Chuang 1996, fig. 15K) (pour l'interprétation, voir le texte) ; **C**, *Micas falcipes* Ng *et* Richer de Forges (d'après Ng & Richer de Forges 1996, fig. 4F) ; **D**, *Crustaenia palawanensis* (Serène) (d'après Ng & Chuang 1996, fig. 6I). **pt**, pléotelson.

Chez la femelle mature, par exemple d'*Halicarcinus keijibabai* (Takeda *et* Miyake, 1971), les dimensions de l'abdomen s'accroissent notablement et les pléopodes débordent latéralement. Chez *Hymenosoma depressa* Jacquinot, 1853, la portion centrale des premiers segments abdominaux forme une saillie chitineuse, alors que le reste de la paroi abdominale est une lamelle fine et membraneuse, presque transparente, laissant voir toute la ponte (Melrose 1955 : 115), et que l'exopode des pléopodes 4-5 se développe en une expansion foliacée concourant à fermer les bords de la cavité incubatrice (Fig. 8F). Chez

Odiomaris pilosus aussi (Fig. 2B) on distingue bien au milieu de l'abdomen une bande médiane longitudinale aux bords ventralement épaissis.

2. Insertion des pléopodes. Il faut noter que, chez certains Hymenosomatidae (par exemple *Elamena truncata* A. Milne Edwards, 1873), les pléopodes femelles sont insérés à l'extrémité latéro-externe des somites abdominaux, de sorte que la cavité est davantage protégée sur les côtés. D'ordinaire, chez les Brachyoures, les pléopodes femelles s'articulent sur la face ventrale des somites dans une position plus interne. Des dispositifs de protection de la ponte par articulation latérale des pléopodes ont été décrits par Tavares (1993) chez des Cyclodorippoidea, groupe de Podotremata où les pléopodes de la paire 5 peuvent manquer.

3. Réduction du nombre de pléopodes ou disparition totale des pléopodes. Chez des espèces attribuées à *Neorhynchoplax* Sakai, 1938 et à *Elamenopsis* A. Milne Edwards, 1873, ainsi que dans le genre *Crustaenia* Ng *et* Chuang, 1996, la morphologie sterno-abdominale de la femelle mature se modifie radicalement et acquiert des caractéristiques uniques chez les Brachyoures. Les pléopodes se réduisent en nombre ; ils disparaîtraient même complètement dans certains cas, d'après Lucas (1980 : 191).
Ng & Chuang (1996 : 56, 60) donnent des précisions sur la disposition femelle. Sur la pièce unique provenant de la fusion des segments abdominaux 3-5, il y a trois paires de pléopodes très réduits chez *Neorhynchoplax mangalis* (Ng, 1988) et chez *Elamenopsis lineata* (Fig. 7B), et seulement deux paires de pléopodes chez *Crustaenia palawanensis* (Serène, 1971) (Fig. 7D). Les pléopodes demeurent biramés et sétifères, mais les trois paires sont à peine visibles chez *N. mangalis*. Chez *E. lineata*, le pléopode du segment 3 est bien apparent, celui du segment 4 plus réduit et celui du segment 5, minuscule (Ng *in litt.* 11 septembre 1996). Les œufs ne sont plus portés par les pléopodes.
Chez les Hymenosomatidae, une cavité incubatrice se met en place grâce à diverses modifications. Les bords latéraux de plusieurs segments abdominaux se rabattent et se fusionnent entre eux par un prolongement membraneux qui se replie et forme une sorte de sac, en partie fermé (Fig. 2F, G). Le canal branchio-sternal qui, chez les Hymenosomatidae (Lucas 1980), met en relation la cavité incubatrice avec la chambre branchiale et permet l'irrigation et l'aération de la ponte, est analogue par son rôle à celui découvert par Drach (1955) chez les Leucosiidae.

4. Autres modifications : sur le sternum thoracique, la paroi, déjà mince, se creuse fortement et forme tout autour un rebord épais, dénommé ici muraille sternale, contre laquelle vient buter l'abdomen (Figs 1C, 2B, D : *Odiomaris pilosus*). Chez *Elamenopsis lineata*, nous observons sur le pourtour de la cavité sterno-abdominale une forte crête qui se coapte avec une gouttière de la face interne de l'abdomen, d'où un sertissage rigoureux de l'abdomen dans la paroi sternale, seul le telson étant laissé libre.
Du fait de la conformation particulière du squelette endophragmal, complètement dégagé dans sa partie médiane, un large espace est ménagé, ce qui permet le rapprochement des parois ventrale (sternale) et dorsale du corps : une place est laissée pour la formation d'une poche incubatrice. Lucas (1980 : 192, fig. 8H) avait déjà attiré l'attention sur le phénomène unique rencontré chez les Hymenosomatidae, à savoir comment une partie de la ponte se trouve complètement enfermée puisqu'elle prend place dans l'espace situé sous la paroi même de la partie postérieure du céphalothorax (Fig. 8E). Ng & Chuang (1996 : 56, 60) apportent de nombreuses précisions et illustrations chez la remarquable espèce de mangrove *Neorhynchoplax mangalis* (Ng, 1988). Les œufs se développent dans la cavité constituée par tout l'espace entre la paroi abdominale et la paroi céphalothoracique (Fig. 8A-D) et ce sont des larves qui sont expulsées, non par les vulves, trop petites, mais par des « pseudovulves », grâce à la rupture de la cuticule thoracique sternale. Pour Ng (*in litt.* 11 septembre 1996), il s'agirait ici d'une véritable ovovivipatité car l'éclosion des œufs en larves a lieu à l'intérieur du corps. Dans le cas de *N. mangalis*, où un canal branchio-sternal est effectivement présent, Ng (*in litt.* 11 septembre 1996) se demande s'il peut suffire, puisque l'oxygène doit parvenir jusqu'aux œufs situés à l'intérieur du corps, dans un espace hermétique.

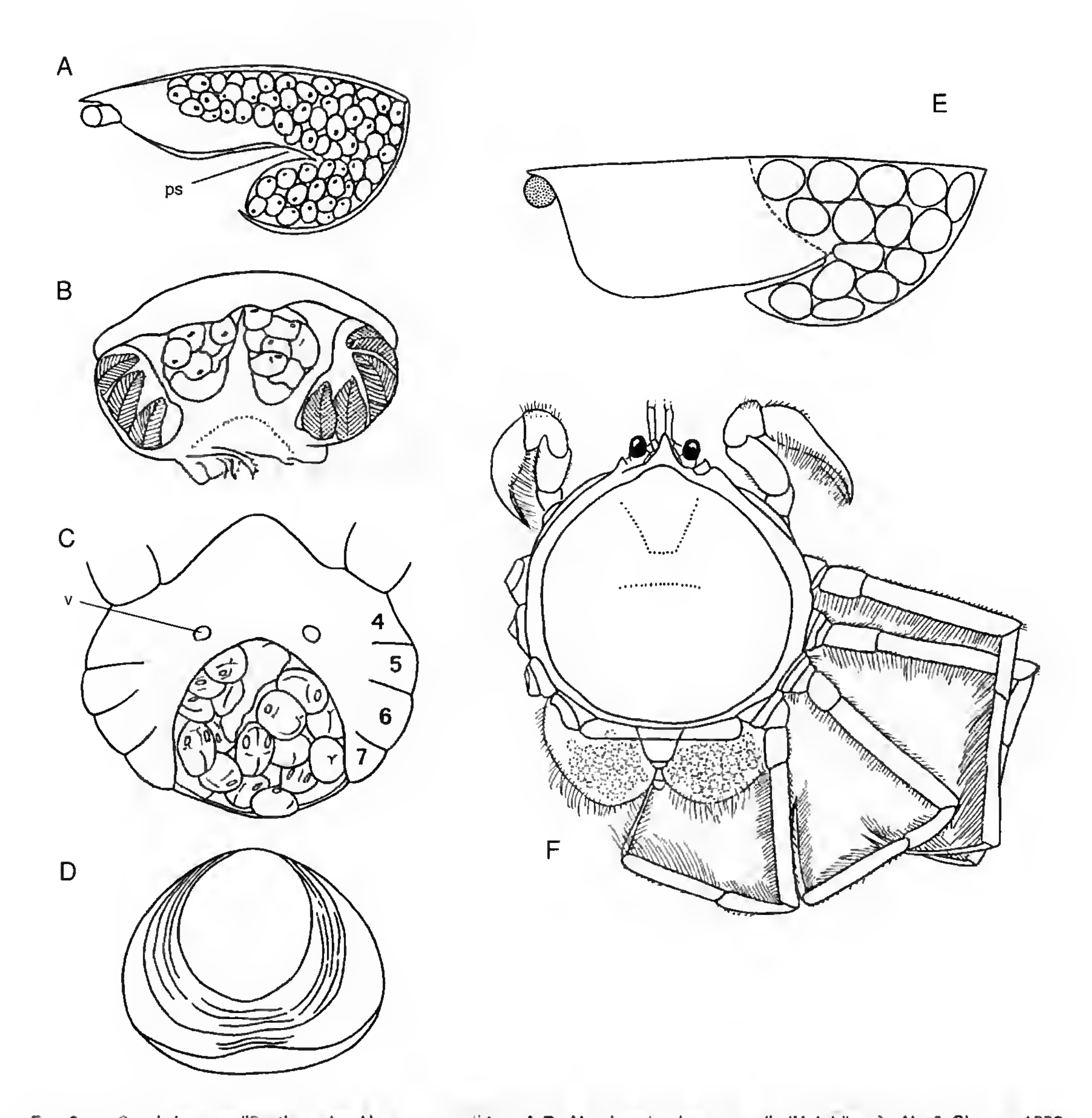


FIG. 8. — ♀ ovigère, modifications des Hymenosomatidae. **A-D**, *Neorhynchoplax mangalis* (Ng) (d'après Ng & Chuang 1996, fig. 26A-C, F) : **A**, carapace en section latérale ; **B**, *idem*, section transversale au niveau du cadre buccal ; **C**, sternum thoracique, sans l'abdomen, avec les œufs à l'intérieur du corps ; **D**, face interne de l'abdomen, après la libération des larves. **E**, interprétation de la cavité incubatrice entre le céphalothorax et l'abdomen (d'après Lucas 1980, fig. 8H : genre *Elamenopsis*). **F**, *Hymenosoma depressa* Jacquinot, vue d'ensemble (d'après Melrose 1975, fig. 55B). **ps**, pseudovulves ; **v**, vulves ; **4-7**, sternites thoraciques 4 à 7.

Il faut souligner que, souvent, chez les Hymenosomatidae, les œufs sont relativement gros, peu nombreux. Lucas (1980 : 215) a bien relevé toutes les autres adaptations dans les stratégies de reproduction (mue de puberté correspondant souvent à la dernière mue, cycle ovarien continu, avec les femelles matures très fréquemment ovigères) et de développement (abrégé ou direct, donc dispersion réduite). Rappelons que des juvéniles ont été observés sur l'abdomen d'une femelle de *Neorhynchoplax bovis* (Barnard, 1947 ; 1950 : 72).

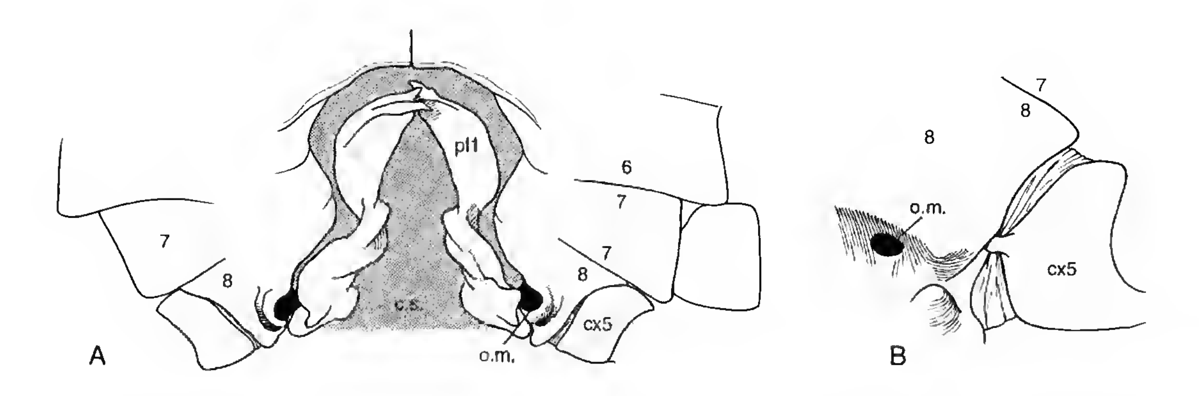


FIG. 9. — ♂, disposition coxo-sternale de l'orifice sexuel. **A**, état plésiomorphe, chez *Cancrocaeca xenomorpha* Ng, paratype ; **B**, état apomorphe, chez *Odiomaris pilosus* (A. Milne Edwards). **c.s.**, cavité sterno-abdominale ; **cx5**, coxa de P5 ; **o.m.**, orifice sexuel mâle ; **pl1**, premier pléopode mâle ; **7**, **8**, sternites thoraciques 7 et 8 ; **6/7**, **7/8**, sutures sternales thoraciques 6/7 et 7/8.

Chélipèdes

De grandes variations affectent les chélipèdes, qui vont de faibles/dotés d'une main plutôt fine et grêle à très robustes/avec main élargie. Les doigts peuvent être béants ou jointifs.

Pattes ambulatoires

Les pattes ambulatoires varient de courtes et robustes à allongées et fines, parfois aplaties en forme de ruban. Sur son bord inférieur, le dactyle, qui est plus ou moins recourbé, peut être inerme et seulement garni de soies (*Elamena aspinifera*) ou porter une seule dent subterminale, ou deux ou plusieurs, ou bien être muni d'une rangée d'épines qui couvrent parfois toute sa longueur, mais rarement de plusieurs rangées d'épines.

Orifices génitaux femelles (vulves)

La localisation antérieure des vulves (Fig. 2D, F), dans une position qui ne traduit pas leur appartenance au somite 6 (Richer de Forges 1976), n'est pas aberrante. Les vulves ont été refoulées en avant dans la partie indivise du plastron (fusion médiane des somites du sternum thoracique), sans cesser pour autant de dépendre de ce pléomère (Guinot 1979a : 186, pl. 24, fig. 10).

Orifices génitaux mâles

Chez les Hymenosomatidae, tous avec un sternum thoracique très élargi mais néanmoins rétréci au niveau des P5 (de ce fait moins espacés que les péréiopodes précédents), l'orifice mâle s'ouvre sur le sternite 8, ce qui a pu laisser supposer une disposition thoracotrème (Guinot 1979a, fig. 30A). Cependant, chez l'espèce cavernicole *Cancrocaeca xenomorpha* Ng, où Ng (1991 : 63) signale un « *gonopore sternal, adjacent (but not in contact) to the last ambulatory coxa* », nous observons chez un paratype (Fig. 9A) l'orifice mâle à proximité de la coxa de P5, à la base du sternite 8, et à l'écart de la suture 7/8, en position pariétale le long du bord d'une courte et large cavité sterno-abdominale. L'orifice est très gros et, sur lui, vient s'appliquer le foramen proximal externe du premier pléopode sexuel, au niveau d'une forte courbure de sa base épaissie. Dans le genre *Hymenicoides* la disposition est similaire, avec une ouverture qui peut être qualifiée d'énorme ; chez *H. microrhynchus*, nous observons le court pénis qui pénètre à l'intérieur du Pl1. C'est la condition plésiomorphe. Chez diverses autres espèces examinées, par exemple chez *Odiomaris* (Figs 6A, 9B), l'orifice est davantage éloigné de la coxa de P5 et s'ouvre en position plus sternale sur les flancs obliques de la profonde cavité sterno-abdominale. C'est la condition apomorphe.

Mais chez les Hymenosomatidae, contrairement à ce qui se passe chez la plupart des Thoracotremata, l'ouverture mâle est toujours localisée dans une position très postérieure sur le sternite 8 et ne se trouve pas connectée à la suture sternale 7/8 (Guinot 1979a, figs 52, 53).

Reconsidérant la famille des Hymenosomatidae, nous l'assignons aujourd'hui aux Heterotremata, avec disposition coxo-sternale (cf. *infra*).

Pléopodes sexuels mâles

Chez les Hymenosomatidae, les pléopodes sexuels mâles de la première paire présentent une telle variété de conformation (*cf.* Lucas 1980, figs 9, 10 ; Ng & Chuang 1996) que, à notre avis, l'attribution générique de diverses espèces semble devoir être contrôlée. Cela dénote, selon nous, une diversité des taxa encore plus importante que supposée jusqu'à préseut.

Les pléopodes sexuels mâles de la deuxième paire sont courts, avec une base élargie (Melrose 1970, fig. 2D, E).

Squelette endophragmal

Le squelette endophragmal est aplati, avec un cloisonnement et un compartimentage extrêmement réguliers (niveau IIID de Guinot 1979a : 262, pl. 20, figs 9-11). Les pleurites sont presque horizontaux, seulement un peu abaissés vers l'avant. La lame de jonction, horizontale, sépare nettement le squelette en deux parties dorsale et ventrale, équivalentes et régulières. Il n'y pas de jonction médiane des moitiés droite et gauche de l'endophragme ; les endopleurites et les interosternites se raccourcissent et se rejoignent, en se soudant, sur la lame de jonction, de part et d'autre du corps. Du fait que les interosternites ne se prolongent pas médialement vers l'axe du corps, ce dernier se trouve dénué de toute partie squelettique, à l'exception de la selle turcique (Figs 2C, E, 6F). La lame de jonction est tout à fait latérale et elle-même très régulière (Secretan, comm. pers. et sous presse). Les interosternites ne se continuent pas, non plus, au-dessous de la lame de jonction. Confinés latéralement, les phragmes apparaissent parallèles, régulièrement cloisonnés. Une autre bipartition, cette fois-ci antéro-postérieure, se surajoute à la bipartition dorso-ventrale, d'où un système squelettique particulier (autapomorphie). Généralement, chez les autres Brachyoures, il y a convergence des phragmes vers le milieu du corps.

Ultrastructure du sperme

Dans une note plus spécialement consacrée à l'ultrastructure du sperme, Richer de Forges *et al.* (sous presse) ont montré que, s'ils sont typiquement brachyouriens, les spermatozoïdes du genre étudié *Odiomaris* Ng *et* Richer de Forges, 1996 (= *Amarinus* Lucas, 1980, *pro parte*) diffèrent de façon significative, et par neuf caractères au moins, de ceux de tous les autres Crabes étudiés à ce jour. Malgré l'état encore fragmentaire des connaissances, il aurait été tentant – sur le plan strictement spermatologique – de créer pour les Hymenosomatoidea un groupe particulier, différant des trois grandes sections de Brachyoures Podotremata, Heterotremata et Thoracotremata (Guinot 1977, 1978). Il convient maintenant de reconsidérer ces données spermatologiques en les confrontant à celles des Heterotremata très avancés comme les Inachoididae (cf. *infra*), et moins avancés comme des Inachidae tels que *Macropodia* Leach ou *Inachus* Weber.

Attribution des Hymenosomatidae aux Heterotremata à orifice coxo-sternal

Chez tous les Hymenosomatidae l'orifice sexuel mâle s'ouvre, non pas sur la coxa du péréiopode P5 mais sur le sternite correspondant (sternite 8), sans relation avec la suture sternale 7/8 (Figs 2A, 6A, 9A, B). À première vue, on suppose une condition thoracotrème. Nous suggérons qu'il s'agit en fait d'un état dérivé de la disposition hétérotrème, avec ouverture coxo-sternale. Le très fort élargissement du sternum thoracique (quoique relativement moins marqué au niveau des P5), l'interruption similaire de toutes les sutures, avec leurs extrémités séparées par un très large espace, la soudure fréquente de nombreux pléomères, avec la présence constante d'un pléotelson, dénotent aussi un état avancé.

Cependant, il faut mettre en balance la juxtaposition, chez certains genres, de caractères primitifs, tels que l'absence de fusion segmentaire de l'abdomen (sauf pléotelson) et la présence de plaques intercalaires mobiles, homologuées ici à des uropodes vestigiaux.

La famille des Hymenosomatidae est à exclure des Thoracotremata, et nous la transférons parmi les Heterotremata à orifice mâle coxo-sternal.

Parmi les Heterotremata, trois exemples de disposition coxo-sternale ont déjà été signalés.

1. La famille des Dorippidae contient la sous-famille des Dorippinae, où l'orifice mâle varie selon les genres de coxal à coxo-sternal (Guinot, étude en cours), et la sous-famille des Ethusinae où, chez tous les représentants, l'orifice mâle est coxo-sternal (*cf.* Guinot 1979b, figs 2, 3).
2. La famille des Leucosiidae contient de très nombreux genres avec une ouverture « normale », sur la coxa de P5 (plésiomorphie). Mais certains représentants, comme par exemple le genre *Leucosia* Weber, 1795, montrent la condition dérivée, avec une ouverture apparemment sternale (Guinot 1979a : 195, 196, 218, figs 45A-C, 55B-D). Des cas réels (et non hypothétiques) à position intermédiaire (par exemple genres *Ilia* Leach, 1817 et *Lithadia* Bell, 1855) illustrent le processus de « migration » de l'état coxal à l'état coxo-sternal.
3. La famille des Goneplacidae contient des genres avec orifice strictement coxal, mais aussi des cas où le pénis débouche sur le sternum, parfois très loin de la coxa de P5. De nombreux états intermédiaires indiquent le passage vers un état coxo-sternal, soit que le pénis manifestement issu de la coxa demeure encore visible (à des degrés divers), sa partie à découvert pouvant être sclérifiée, soit qu'il devienne complètement recouvert par suite de la jonction des sternites 7 et 8 (Guinot 1969a-c : 242, 250, 508, 697, figs 1-8, 33-39, 87, 96, 97, 104, 105, 109, 137-144, 146). Un cas très avancé est montré par le genre *Australocarcinus* Davie, 1988 où le pénis est logé dans une invagination du sternite 8 et sort très loin de la coxa de P5 (Davie & Guinot 1996 : 278, 285, figs 3G, 7).

Contrairement aux interprétations inexactes et inappropriées de De Saint Laurent (1980), malheureusement reproduites par Rice (1981a : 288), c'est dès 1979 que Guinot (1979a, 1979b) a montré, dessins à l'appui, que la disposition coxo-sternale était une variante de Crabes fondamentalement hétérotrêmes. Il était bien souligné dès cette époque que l'orifice coxo-sternal dérivait d'un orifice primitivement coxal (d'où, du reste, cette appellation d'orifice coxo-sternal alors créée). Des exemples concrets démontraient que, chez les formes les plus évoluées d'un taxon (Leucosiidae et Goneplacidae), l'élargissement du sternum nécessitait une ouverture péniale au voisinage des pléopodes mâles (Guinot 1979a : 189, 195, 196, 216-218, figs 45, 55). Dans le cas d'une disposition « intermédiaire », il s'agissait chaque fois d'un passage vers un état dérivé mais toujours au sein des Heterotremata. C'est pourquoi ont été conservées, parmi les Heterotremata, toutes les formes à orifice coxo-sternal (Ethusinae, *Leucosia*), comme des représentants les plus avancés dans chaque groupement où se manifeste la tendance à une disposition coxo-sternale. Pour la même raison, nous proposons aujourd'hui de rattacher les Pinnotheridae et les Cryptochiridae aux Heterotremata.

Remarques taxonomiques et phylogénétiques

Les synapomorphies des Hymenosomatidae sont nombreuses : rainure hyménosomienne (autapomorphie) ; sternum thoracique très élargi au niveau des sternites 4-8 ; toutes les sutures sternales thoraciques 4/5 à 7/8 complètement interrompues, séparées par un très large espace et donc latérales ; absence de phragmes squelettiques dans la partie médiane du plastron ; face interne du sternum thoracique complètement dégagée dans sa partie médiane, ce qui permet le creusement d'une profonde cavité chez la femelle et même la mise en place d'une poche incubatrice remontant jusqu'au niveau de la paroi céphalothoracique ; squelette endophragmal extrêmement aplati, très régulièrement compartimenté, séparé en deux parties réunies par une lame de jonction elle-même très régulière ; localisation très antérieure des vulves dans la partie indivise du plastron ; abdomen mâle jamais composé de plus de six éléments : au maximum cinq segments + telson, ce dernier étant fusionné au segment 6 (pléotelson) ; en conséquence, fossettes abdominales de l'appareil bouton-pression ayant une place inusitée car apparaissant sur le dernier élément de l'abdomen (à la base du pléotelson) au lieu du segment 6 ; crochets de l'appareil bouton-pression situés dans la partie indivise du plastron, avec une position (postérieure) ne paraissant pas correspondre au sternite 5 (qui les porte habituellement chez les Brachyoures) ; ori-

fice génital mâle coxo-sternal et non pas coxal.

Pour certains caractères (dont l'homologie ne fait pas de doute), les différents états peuvent être résolus en séries de transformations. Des grades évolutifs différents sont bien représentés pour les caractères suivants :
1. Localisation de l'orifice urinaire, situé à la base du segment basal antennaire ou bien noyé au milieu d'un large épistome.
2. Position de l'orifice génital mâle, proche de la coxa de P5 ou plus sternal.
3. Réduction du nombre des segments de l'abdomen mâle et femelle.
4. Morphologie des Mxp3, de pédiformes à operculiformes.
Le recours à l'orifice sexuel mâle, déplacé en position plus ou moins sternale, devra être envisagé de façon systématique chez tous les Hymenosomatidae.
Il est aisé de se baser sur l'état du caractère de l'abdomen. Le stade initial avec six segments plus le telson ne semble présent que très exceptionnellement et seulement chez l'immature. Le plan de base chez les Hymenosomatidae comporte toujours un pléotelson par soudure du telson avec le segment 6. La condition plésiomorphe correspond donc, dans les deux sexes, à cinq pléomères distincts + pléotelson, souvent avec, chez le mâle, la présence de plaques intercalaires représentant les uropodes vestigiaux. La condition apomorphe compte seulement trois pléomères, le dernier pouvant inclure le pléotelson (mâle de *Crustaenia*). Faisant remarquer combien de dispositions diverses existent chez les Hymenosomatidae, Ng (1988 : 277) préfère, dans un premier temps, ne pas accorder trop d'importance à la morphologie de l'abdomen mais suspecte sa valeur en tant que critère phylogénétique.
La connaissance des caractères sujets à changement, et celle de la direction de ce dernier, permettent de rendre compte de la combinaison des caractères plésiomorphes et plus ou moins fortement apomorphes. Par exemple, nous constatons qu'un Mxp3 operculiforme peut se rencontrer chez une espèce ayant un abdomen avec peu de fusions segmentaires et qu'un Mxp3 encore relativement étroit se retrouve chez des formes où de nombreux pléomères abdominaux sont soudés. Des maxillipèdes externes complètement pédiformes, de type appendiculaire, caractérisent les genres *Hymenicoides* (Fig. 3A) et *Cancrocaeca*, genres parmi les plus primitifs. Des maxillipèdes externes encore relativement étroits se trouvent chez *Hymenosoma orbiculare* Desmarest, 1825 (Fig. 3B), tandis qu'un large espace les sépare chez *Neorhynchoplax demeloi* (Kemp, 1917) (Fig. 3E) et que des Mxp3 largement ou complètement operculiformes caractérisent respectivement *Halicarcinus planatus* (Fabricius) (Fig. 3C) et *Elamena xavieri* Kemp, 1917 (Fig. 3D).
La morphologie des pléopodes 1, toujours d'une grande valeur phylogénétique chez les Brachyoures – et chez les Arthropodes en général – est aussi extrêmement diverse chez les Hymenosomatidae, mais le morphocline basé sur ce caractère demeure pour l'instant difficile à polariser.
Chez tous les Hymenosomatidae, le sternum thoracique est élargi, avec les sutures 4/5 et 7/8 assez largement interrompues et latérales (apomorphie). Mais les importantes différences constatées entre les genres pour d'autres caractères, parfois même entre les espèces d'un même genre, laissent supposer une dimension non entrevue du groupe. Cependant, nous ne mettons pas en doute la monophylie de la famille, à l'intérieur de laquelle aucun découpage sous-familial n'a été tenté à ce jour.

Des relations phylogénétiques peuvent être déduites de la répartition des états de caractères parmi la centaine d'espèces connues. Quelques remarques préliminaires peuvent être formulées.
Le genre *Cancrocaeca* montre la disposition la moins avancée de tous les Hymenosomatidae (localisation de l'orifice mâle encore à proximité de la coxa de P5 : Fig. 9A), à l'exception du fait que des plaques intercalaires ne sont pas différenciées sur le court et large abdomen mâle. *C. xenomorpha* est un crabe cavernicole, troglobie, d'Indonésie (Sulawesi, Maros), sans doute isolé depuis très longtemps dans le domaine souterrain. De nombreuses structures archaïques de la famille sont conservées ; mais il s'y surajoute tous les traits adaptatifs à la vie strictement hypogée, résultat d'une longue évolution. Dépigmenté, doté de péréiopodes thoraciques très

longs et grêles, cet Hymenosomatidae, le premier représentant de la famille à avoir été signalé dans les grottes, constitue chez les Brachyoures le cas le plus marqué de dégénérescence oculaire, puisqu'il n'y a plus ni yeux (même pas trace d'un reliquat du pédoncule ophtalmique), ni orbite.

Le genre *Hymenicoides* se place aussi parmi les genres primitifs, ainsi que l'indique son pléotelson trilobé chez *H. carteri* Kemp, 1917 (Fig. 4E) et chez *H. microrhynchus* Ng, 1995. Comme chez *Cancrocaeca*, les Mxp3 sont complètement pédiformes (Fig. 3A), l'orifice mâle est encore proche de la coxa de P5, le rostre est absent ou vestigial, la rainure hyménosomienne de la face dorsale est complète vers l'avant, le Pl1 est court, très épais et fortement incurvé, avec un apex lobé complexe (*cf.* Ng & Chuang 1996, fig. 20H-I : *H. microrhynchus*). La ressemblance des Pl1 chez *Cancrocaeca* et *Hymenicoides* est frappante. *H. naiyanetri* (Chuang *et* Ng, 1991), aux Mxp3 pédiformes mais aux Pl1 un peu différents et au telson moins distinctement trilobé (Ng 1995), devrait-il être réintégré dans son genre d'origine particulier, *Limnopilos* Chuang *et* Ng, 1991 ? En tout état de cause, *Cancrocaeca* et *Hymenicoides* (? et *Limnopilos*) sont étroitement apparentés.

La proximité de deux autres genres est indiscutable : *Amarinus* et *Odiomaris*, tous deux à abdomen mâle et femelle 5-segmenté et avec, chez le mâle, des plaques intercalaires, mobiles ou différenciées à des degrés divers. Ces deux genres possèdent un rostre simple (Lucas 1980 : 200) et séparé de la face dorsale par la rainure hyménosomienne (complète en avant), ainsi qu'un Pl1 court (mais moins incurvé que dans les deux genres précédents) et à apex complexe. Est-ce à dire que la disposition où la face dorsale de la carapace est en continuité avec le rostre, par exemple dans les genres *Elamena* A. Milne Edwards, *Trigonoplax* de Haan et *Crustaenia* Ng *et* Chuang, représente l'état apomorphe ? On notera les similitudes du Pl1 mâle chez *Trigonoplax* (*T. longiformis*, *cf.* Lucas 1980, fig. 9I, J) et chez l'espèce-type du genre *Elamena*, *E. mathaei* (Desmarest, 1825). Quant au Pl1 (*cf.* Gordon 1940 ; Lucas 1980), le genre *Elamena* ne paraît pas homogène, et le statut des espèces non conformes à l'espèce-type devra être revu.

Dans le genre *Amarinus*, une espèce telle qu'*A. laevis* (Targioni Tozzetti, 1877) paraît primitive, bien que les sutures délimitant les plaques intercalaires de l'abdomen mâle soient devenues à peine discernables.

Le genre *Hymenosoma* se place également parmi les Hymenosomatidae primitifs si l'on considère la localisation de l'orifice urinaire à la base du segment basal antennaire chez *H. depressa* Jacquinot, 1853, ce qui est en relation avec la présence d'un épistome très réduit (Fig. 3B). Chez *H. hodgkini* Lucas, 1980, Lucas (1980 : 170, fig. 7I) signale sur l'abdomen mâle de « petites pièces intercalaires » apparentes qui sont – semble-t-il – absentes chez les autres *Hymenosoma*. Le Pl1 mâle distingue manifestement *H. hodgkini* (*cf.* Lucas 1980, fig. 10C) à la fois d'*H. orbiculare* (*cf.* Barnard 1950, fig. 15a, b) et d'*H. depressa* (*cf.* Melrose 1975, fig. 58F-H). Les traits de l'espèce-type *H. orbiculare* (*cf.* Lucas 1980 : 166), de l'océan Indien, n'étant – semble-t-il – pas retrouvés chez *H. depressa*, endémique de Nouvelle-Zélande, peut-être l'appellation *Cyclohombronia* créée par Melrose 1975 (109, 110) pour cette espèce se justifie-t-elle. Déjà bien discuté par Lucas (1980, tabl. 1), le statut d'*Hymenosoma hodgkini*, d'Australie, reste à préciser.

Le statut des nombreuses espèces attribuées au genre *Halicarcinus* White nous semble également mériter une révision, seules devant être conservées dans le genre les formes dont le Pl1 mâle est similaire à celui de l'espèce-type *H. planatus* (Fabricius) (*cf.* Garth 1958, fig. 1A, B).

Les genres les plus avancés d'Hymenosomatidae sont *Neorhynchoplax* et, surtout, *Crustaenia*, monospécifique. Le genre *Neorhynchoplax* [espèce-type : *N. introversa* (Kemp, 1917), *fide* Holthuis 1968 – et non *N. alcocki* (Kemp, 1917) *fide* Sakai 1976], englobé dans *Elamenopsis* par Lucas (1980 : 190), a heureusement été ressuscité par Ng & Chuang (1996 : 55), qui signalent des divergences entre les espèces, notamment dans la forme du rostre, l'ornementation des bords de la carapace et du dactyle des pattes ambulatoires. En effet, *Neorhynchoplax* demeure encore hétérogène. L'*Elamenopsis thorsborneorum* Lucas *et* Davie, 1982, rapportée au genre *Neorhynchoplax* par Ng (1995 : 14), se rapproche beaucoup du

genre *Crustaenia*, ainsi que l'ont fait remarquer Ng & Chuang (1996 : 19). Comme chez d'autres espèces du genre *Neorhynchoplax* (telle que *N. mangalis*), la femelle de *N. thorsborneorum* a des pléopodes très réduits, non fonctionnels, et elle incube ses œufs dans une cavité entre le céphalothorax et l'abdomen (cf. *supra*, Fig. 8E).

DÉVELOPPEMENT LARVAIRE

Chez les Hymenosomatidae, le développement larvaire est abrégé (pas plus de trois stades zoés) ou direct (formes d'eau douce), avec des cas extraordinaires d'ovoviviparité stricte chez certaines espèces (Lucas 1980 ; Ng & Chuang 1996). La réduction ou l'absence de stades larvaires conduit à une restriction de la dispersion, ce qui permet d'augmenter la survie et d'accroître la fécondité. Il n'y a pas non plus de stade mégalope (Broekhuysen 1955 : 314, fig. 2). Boschi *et al.* (1969) ont décrit une mégalope chez *Halicarcinus planatus*, mais l'absence de vrai stade mégalope et son remplacement par une « post-larve » ont été discutés par Richer de Forges (1977 : 109). Ce premier stade crabe (Fig. 10E) est caractérisé par l'abdomen complètement rabattu sous le céphalothorax et par l'absence d'appendices abdominaux pour la locomotion. De même, Wear & Fielder (1985 : 37) considèrent qu'il n'y a de vraie mégalope chez aucune espèce d'Hymenosomatidae : les juvéniles, qualifiés de « *spidery* » et qui utilisent leurs très longues pattes ambulatoires pour nager, sont néanmoins récoltés dans le plancton (de Nouvelle-Zélande). L'absence, même à l'état de bourgeons, de pléopodes, au moins chez les zoés II et III, et, aussi, l'absence d'uropodes sont confirmées (*ibid.* : 38). Wear & Fielder (*ibid.* : 83) incluent les Hymenosomatidae dans leur clef d'identification des mégalopes de Brachyoures, compte tenu qu'il s'agit là, non d'une vraie mégalope mais d'une post-larve. La mégalope des Brachyoures se caractérise par des pléopodes, la post-larve des Hymenosomatidae est décrite avec des « *setose natatory pleopods absent on abdominal segments* ». Il conviendrait donc de comparer la post-larve des Hymenosomatidae et le premier stade crabe des autres Brachyoures. Chez tous les Hymenosomatidae, l'abdomen des zoés et des stades successifs ne comporte que cinq segments + pléotelson. La plupart des Brachyoures possèdent un développement avec zoés et mégalope. Cependant, certains ont une mégalope mais pas de zoés, et d'autres ni zoés ni mégalope. Les Hymenosomatidae constitueraient la seule famille de Crabes où le développement comporte des zoés mais pas de mégalope.

De leurs études sur les larves hyménosomiennes, Aikawa (1929) et Gurney (1942 : 279) ont conclu à des affinités avec les larves pinnothériennes, mais aussi à des ressemblances avec les larves leucosiennes. Lucas (1980 : 152) a résumé les principaux caractères des zoés, notamment le telson généralement très allongé et la furca caudale courte et rectiligne, avec trois paires d'épines rapprochées (Fig. 10A, B).

D'après Rice (1980 : 314), la combinaison des caractères larvaires rencontrée chez les Hymenosomatidae les distingue non seulement des larves des Majidae (où le développement ne comporte que deux stades zoés) mais aussi de tous les Brachyoures, à l'exception de certains Leucosiidae et Dorippidae. Rice (1980 : 315) pense que la tendance très nette des Hymenosomatidae à une réduction de l'armature de la carapace et de l'abdomen ainsi que la simplification des appendices céphalothoraciques sont des caractères larvaires très avancés et suggèrent un niveau comparable à celui des Pinnotheridae et des Leucosiidae. À ce propos, Rice (*ibid.*) qualifie ces deux dernières familles de « *the most advanced catometopous families* ». Nous avons rappelé plus haut que tous les membres des Leucosiidae, même les plus avancés, doivent être rattachés aux Heterotremata (Guinot 1978, 1979a, b). De même, nous proposons ici d'exclure tous les Pinnotheridae des Thoracotremata pour les incorporer aux Heterotremata. Parmi les traits partagés par les zoés d'Hymenosomatidae et de Pinnotheridae, Rice (1981a : 294) cite l'exopodite de l'antenne réduit, la sétation réduite de la maxillule et de la maxille ; en revanche, le nombre de segments de l'abdomen est de cinq chez la zoé de tous les Hymenosomatidae, chez une partie seulement des Pinnotheridae. D'autres caractères des zoés s'avèrent moins avancés chez les Hymenosomatidae : l'article proximal de l'endopodite de la maxillule avec une soie, au lieu

d'inerme chez les Pinnotheridae, l'endopodite de la maxillule avec cinq soies, au lieu de trois seulement chez les Pinnotheridae, l'endopodite de Mxp2 avec trois articles, au lieu de deux seulement chez les Pinnotheridae, l'article basal de l'endopodite de Mxp1 avec trois soies, au lieu de deux chez les Pinnotheridae.

Par ailleurs, d'autres caractères révèlent l'extrême spécialisation des Hymenosomatidae, par exemple la réduction de l'endite coxal de la maxille, l'absence de pléopodes à tous les stades, et la suppression du stade mégalope. La conclusion de Rice (1981a, b, 1983) selon laquelle les Hymenosomatidae apparaissent, parmi les Thoracotremata, comme une lignée évolutive s'étant séparée à un stade très précoce et n'ayant pu être à l'origine d'aucun thoracotrème existant, se rectifie d'elle-même si l'on admet les

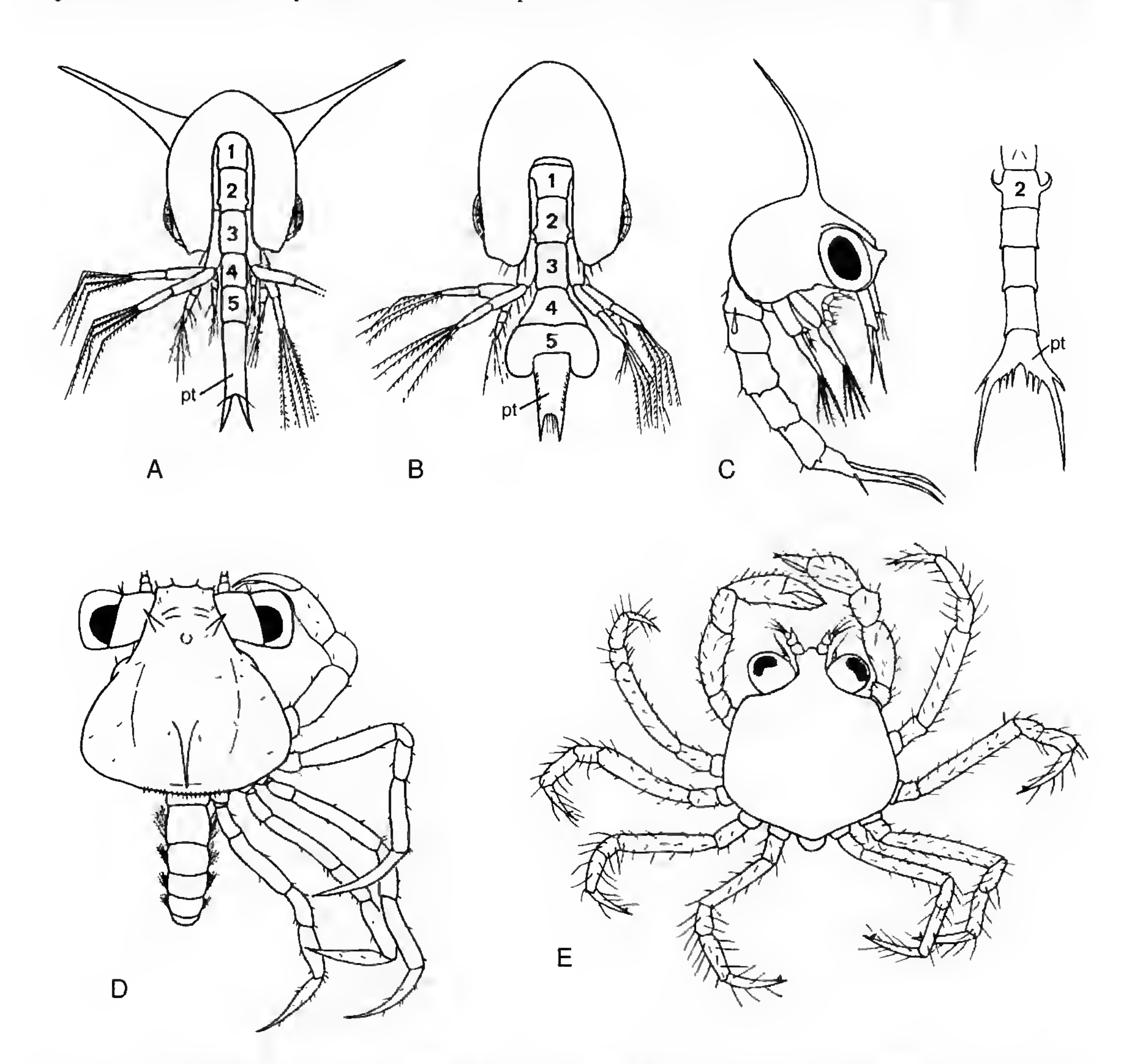


Fig. 10. — **A-C**, zoé I chez les Hymenosomatidae *Hymenosoma depressa* Jacquinot (**A**) et *Elamena producta* Kirk (**B**), et chez l'Inachoididae *Anasimus latus* Rathbun (**C**, avec l'abdomen en détail) (A et B d'après Wear & Fielder 1985, respectivement figs 110 et 121, et C d'après Sandifer & Van Engel 1972, fig. 1A) ; **D**, mégalope d'*Anasimus latus* Rathbun (d'après Sandifer & Van Engel 1972, fig. 3A) ; **E**, premier stade crabe chez *Halicarcinus planatus* (Fabricius) (d'après Boschi *et al.* 1969, fig. 7). **pt**, pléotelson ; **1-5**, segments abdominaux 1-5.

Hymenosomatidae non plus comme des thoracotrèmes mais comme des hétérotrèmes avancés.
D'autres travaux consacrés au développement larvaire des Hymenosomatidae (Muraoka 1977 ; Terada 1977 ; Tirmizi & Kazmi 1991) confirment l'originalité des zoés hyménosomiennes. Dans une note de Fukuda (1981) sur le développement de *Trigonoplax unguiformis* (de Haan), on peut suivre la croissance de l'abdomen dans les deux sexes et la migration de la paire de branchies du somite 4 (du chélipède), qui passe du type arthrobranchial (à la jonction de l'appendice et du corps) au type pleurobranchial. En outre, chez les trois stades zoés d'*Elamena cimex* Kemp, 1915, la carapace est formée de trois plaques séparées et localement munies de soies sur les bords, particularité unique chez les Brachyoures et chez les Décapodes (Krishnan & Kannupandi 1988) .
Wear & Fielder (1985 : 38, 82, 83) font ressortir que deux types de zoés existent chez les Hymenosomatidae. Les unes, souvent inermes, possèdent un telson très long et presque rectangulaire. Ce type de zoés à long telson existe chez *Halicarcinus* et *Hymenosoma* (Fig. 10A, *H. depressa* Jacquinot, zoés avec des épines). Les autres zoés, à l'inverse souvent pourvues d'épines, montrent un élément terminal (que nous homologuons à un pléotelson) plus court, tandis que le segment abdominal précédent est élargi et s'avance de chaque côté sous forme de deux proéminences qui viennent coiffer le dernier élément. Ce type de zoés existe chez *Neohymenicus* et *Elamena* (Fig. 10B, *E. producta* Kirk, 1979, zoés inermes).
Williamson & Rice (1996 : 279, 280, 284, 285) ont attribué les « anomalies larvaires » de certains groupes au transfert larvaire. Cette hypothèse fournit, selon ces auteurs, la meilleure explication à la disparité morphologique constatée entre adulte et stade larvaire. Williamson & Rice (*ibid.*) suggèrent que l'ancêtre des Hymenosomatidae aurait d'abord eu un développement direct, sans zoés ni mégalope, puis acquis une phase zoé à la suite d'une hybridation avec une autre famille de Brachyoures.
En tout état de cause, la place très avancée attribuée dans le présent article aux Hymenosomatidae parmi les Heterotremata (tableau 1) et la mise en évidence de leurs relations avec les Inachoididae (Majoidea) (cf. *infra*) seront de nouveaux éléments à prendre en compte pour expliquer leurs caractéristiques larvaires.

Fossiles
À notre connaissance, aucune forme fossile n'a pu être rapportée aux Hymenosomatidae (Beurlen 1929 ; Balss & Gruner 1961 : 1815), et Glaessner (1969) ne cite pas la famille dans son traité. Le test très faiblement calcifié, l'aplatissement de la carapace ainsi que la petite taille des animaux expliquent cette absence.

Famille INACHOIDIDAE Dana, 1851

Historique
Le groupement des Oxyrhynques, établi par Latreille (1803) pour contenir le genre *Maja* Lamarck, 1801 et, en outre, d'autres crabes bien différents ainsi que des Anomoures, a été bien circonscrit par H. Milne Edwards (1834 : 263, 266). Le vaste groupe des Oxyrhyncha Samouelle, 1819, divisé en Majidae Samouelle, 1819, Parthenopidae MacLeay, 1838 et Hymenosomatidae MacLeay, 1838, restera longtemps considéré comme un groupe naturel, et comme l'une des grandes composantes des Brachyoures (Rathbun 1925 ; Balss 1957 ; Garth 1958 ; Griffin 1966 ; Glaessner 1969). Guinot (1978) propose le rejet d'Oxyrhyncha et utilise le niveau de superfamille pour les anciens Majidae, séparant des Majoidea les Parthenopoidea, d'une part, et les Hymenosomatoidea, d'autre part. Mais le groupement Oxyrhyncha continue à être maintenu, par exemple par Barnes & Harrison (1991 : 5).
À l'intérieur des Majidae Samouelle, 1819, le nombre de subdivisions reconnues atteint la cinquantaine (pour leur liste, *cf.* Manning & Holthuis 1981 : 253). Mais Griffin & Tranter (1986) ne reconnaissent que sept sous-familles indo-pacifiques, autant que Garth (1958) pour les représentants de la côte pacifique américaine. Pour ces auteurs, cinq sous-familles reçoivent le même nom : Oregoniinae, Inachinae, Pisinae, Majinae, Mithracinae, tandis que deux sont nommées différemment, Tychinae (*in* Griffin & Tranter = Ophthalmiinae *in* Garth) et Epialtinae (*in*

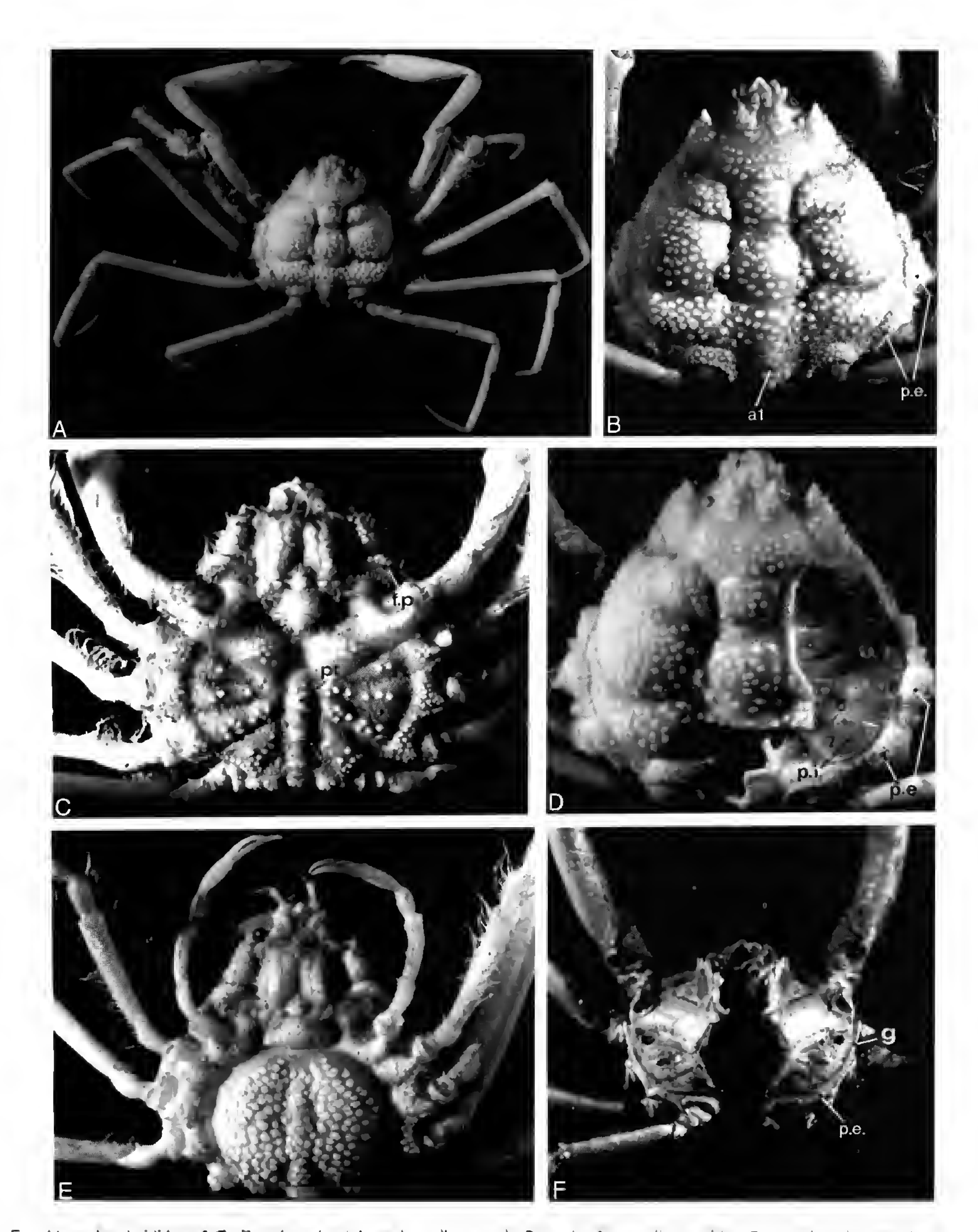


Fig. 11. — Inachoididae. A-E, *Paradasyglus tuberculatus* (Lemos de Castro) ; A, vue d'ensemble ; B, vue dorsale, avec la partie latéro-externe des pleurites et le segment abdominal 1 ornementés comme la carapace ; C, ♂, face ventrale ; D, carapace en gros plan, découpée à droite découvrant un ensemble des pleurites, avec leur partie interne normalement recouverte et, en continuité, leur partie externe exposée et ornementée ; E, ♀, face ventrale. F, *Inachoides microrhynchus* H. Milne Edwards et Lucas, après enlèvement de la carapace, ensemble des pleurites et gouttière de sertissage de la carapace. **a1**, segment abdominal 1 ; **f.p.**, fente ptérygostomienne ; **g**, gouttière de sertissage de la carapace ; **pt**, pléotelson ; **p.e.**, partie latéro-externe des pleurites ; **p.i.**, partie interne des pleurites ; **4-8**, pleurites 4-8.

Griffin & Tranter = Acanthonychinae *in* Garth). D'après la morphologie larvaire, Ingle (1976) considère six sous-familles de Majidae : Oregoniinae, Acanthonychinae, Inachinae, Pisinae, Majinae, Ophthalmiinae, et il sépare les Inachinae en deux groupes. Pour Rice (1988 : 32), la morphologie des mégalopes supporte les conclusions fondées sur les zoés et sur les adultes et indique la monophylie du groupe où, par exemple, les Inachiens combinent traits primitifs et traits avancés. Se fondant sur la morphologie des zoés, Clark & Webber (1991 : 1275, tabl. 5) ne distinguent plus que quatre grandes familles à l'intérieur des Majoidea : Oregoniidae, Macrocheiridae, Majidae, Inachidae, sans indication des sous-familles incluses.

Lorsque les Hymenosomatidae sont exclus des Majoidea, ces derniers deviennent homogènes en ce qui concerne le gonopore mâle, qui est toujours coxal, et ils sont sans conteste des Heterotremata.

Éléments de morphologie

Nous proposons d'ajouter (au moins) une famille supplémentaire aux Majoidea, celle des Inachoididae Dana. Drach & Guinot (1982 : 715-720 ; 1983 : 37-42 ; *cf.* aussi Guinot 1984 : 378-381) ont découvert chez le genre *Paradasygius* Garth, 1958 (espèce-type : *Microrhynchus depressus* Bell, 1835) des caractères très particuliers (Figs 11A-E, 13, 14), qui constituent autant d'apomorphies. La mise en évidence de traits similaires chez divers autres genres américains, pour la plupart jusqu'alors attribués aux Inachinae, a conduit à envisager le regroupement de tous ces Crabes dans un taxon unique. C'est pourquoi l'ancienne appellation d'Inachoidinae Dana, 1851 a été réhabilitée et élevée au rang de famille, soit Inachoididae. À notre connaissance, Melo (1996 : 167, 191) est l'un des seuls carcinologistes récents à distinguer la sous-famille des Inachoidinae. Se fondant sur le caractère des orbites (presque complètes, mais mal délimitées) et de l'article basal antennaire (étroit) dans la faune sud-américaine, il attribue à ce taxon les mêmes genres que ceux retenus par Drach & Guinot (1983) sur d'autres critères.

Nous avons caractérisé les Inachoididae en tout premier lieu par leurs pleurites presque horizontaux et par l'existence de connexions morphologiques concernant certaines parties fondamentales du squelette :

1. Dépassement de la portion latéro-externe des pleurites de chaque côté de la carapace, avec un relief cuticulaire semblable à celui de cette dernière ; de ce fait, région latéro-externe des pleurites visible extérieurement sous forme de plaques pleurales (Figs 11B, 12A, B) ;

2. Insertion, avec sertissage, de la carapace dans une gouttière séparant les deux portions des pleurites, ceux qui sont recouverts « normalement » et ceux à découvert, visibles dorsalement, calcifiés et ornementés comme la carapace (Fig. 11D, F) ;

3. Entre les péréiopodes, développement de trabécules pleuro-sternales, qui réunissent le bord latéro-externe des pleurites au bord externe des sternites (Fig. 13C) ;

4. Intégration du premier segment de l'abdomen au céphalothorax, dans le même plan que la face dorsale de la carapace et avec une ornementation similaire, la ligne de séparation paraissant faiblement ankylosée (par exemple chez *Paradasygius*, Fig. 11B) ;

5. Connexions particulières carapace-squelette, notamment présence de piliers verticaux qui soudent le système squelettique à la face interne de la carapace (Fig. 11D, F). Une telle soudure, qui ne semble pas exister chez d'autres Crabes, constituerait un état dérivé (Secretan comm. pers.).

La carapace ne recouvre pas la zone d'insertion des péréiopodes et ne montre aucun repli latéro-ventral, d'où l'absence d'un vrai branchiostégite. La face dorsale de la carapace offre un contour apparent trompeur car ses bords peu perceptibles se confondent, à première vue, avec la zone exposée des pleurites et avec le pléomère 1 qui arborent les mêmes différenciations cuticulaires que la face dorsale elle-même. Dans leur partie latéro-externe calcifiée ornementée, les pleurites sont si semblables au reste du corps et la gouttière de sertissage de la carapace est parfois si peu apparente que le dessin par Melo (1996 : 205) d'*Euprognatha gracilipes* (A. Milne Edwards, 1878) montre une face dorsale indivise. Seul un examen attentif (Fig. 15F) permet de déceler

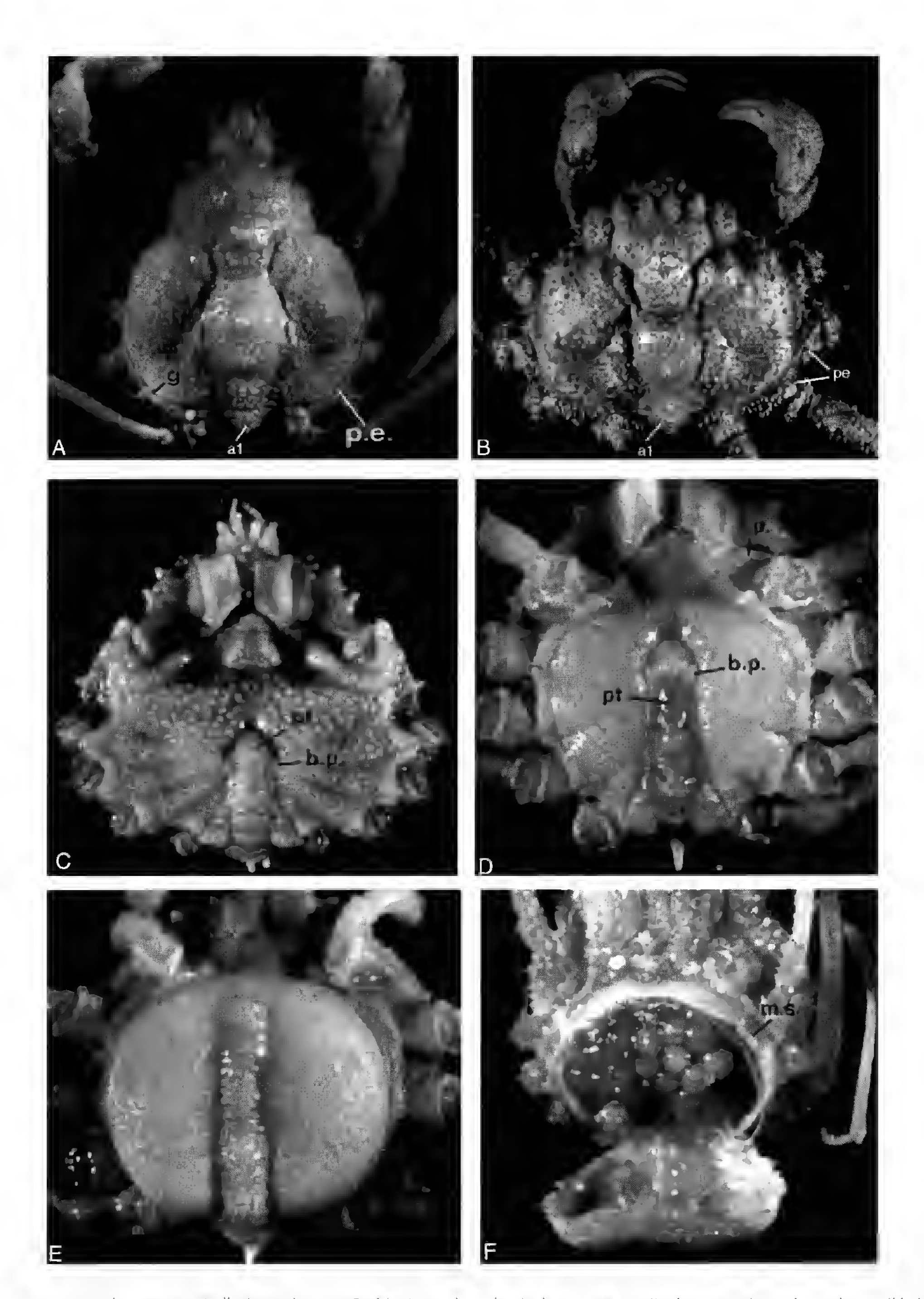


Fig. 12. — Inachoididae. **A**, *Collodes robustus* Smith, face dorsale de la carapace. **B**, *Leurocyclus tuberculosus* (H. Milne Edwards *et* Lucas), face dorsale de la carapace et chélipèdes. **C**, *Euprognatha bifida* Rathbun, ♂, face ventrale avec l'emplacement des fossettes de l'appareil bouton-pression. **D**, *Anasimus latus* Rathbun, ♂, face ventrale. **E**, *idem*, ♀, face ventrale avec sa cavité incubatrice. **F**, *Euprognatha rastellifera acuta* A. Milne Edwards, cavité incubatrice entrouverte pour montrer les œufs, gros et en petit nombre. **a1**, segment abdominal 1 ; **b.p.**, appareil bouton-pression de l'abdomen ; **f.p.**, fente ptérygostomienne ; **g**, gouttière de sertissage de la carapace ; **m.s.**, muraille sternale ; **pt**, pléotelson ; p.e., partie latéro-externe des pleurites.

l'emplacement de la gouttière et de distinguer chaque pleurite externe bien individualisé. Les figures par Melo (1996) d'autres Inachoididae, par exemple des genres *Anasimus*, *Collodes* ou *Arachnopsis*, montrent bien le sillon qui sépare la carapace *stricto sensu* de la partie latéro-externe califiée des pleurites, au-dessus des coxae des P2-P5.

Le cas de pleurites apparents est très rare chez les Brachyoures. Font exception les Raninoidea, les anciens Gymnopleura Bourne, 1922 où la condition « pleurites découverts » est une synapomorphie du groupe. Garth (1958 : 80) est le seul à avoir mentionné la présence de « plaques épimérales » chez *Paradasygius*.

Nous n'insistons pas ici sur l'interprétation selon laquelle la partie exposée des pleurites pourrait correspondre à une précoxa. On considère parfois ce tout premier article de l'appendice comme n'ayant pas disparu et comme s'étant incorporé aux pleurites thoraciques chez certains Décapodes (Hansen 1893, 1925) ou comme une partie sclérifiée de la paroi du corps, et non comme un véritable article appendiculaire (Gruner 1993).

En plus des cinq points mentionnés plus haut, les Inachoididae montrent de nombreuses particularités des synapomorphies, pour la plupart :

6. Très fort aplatissement du corps correspondant à un squelette endophragmal très peu épais et localement soudé avec la carapace (Fig. 11D, F) ;

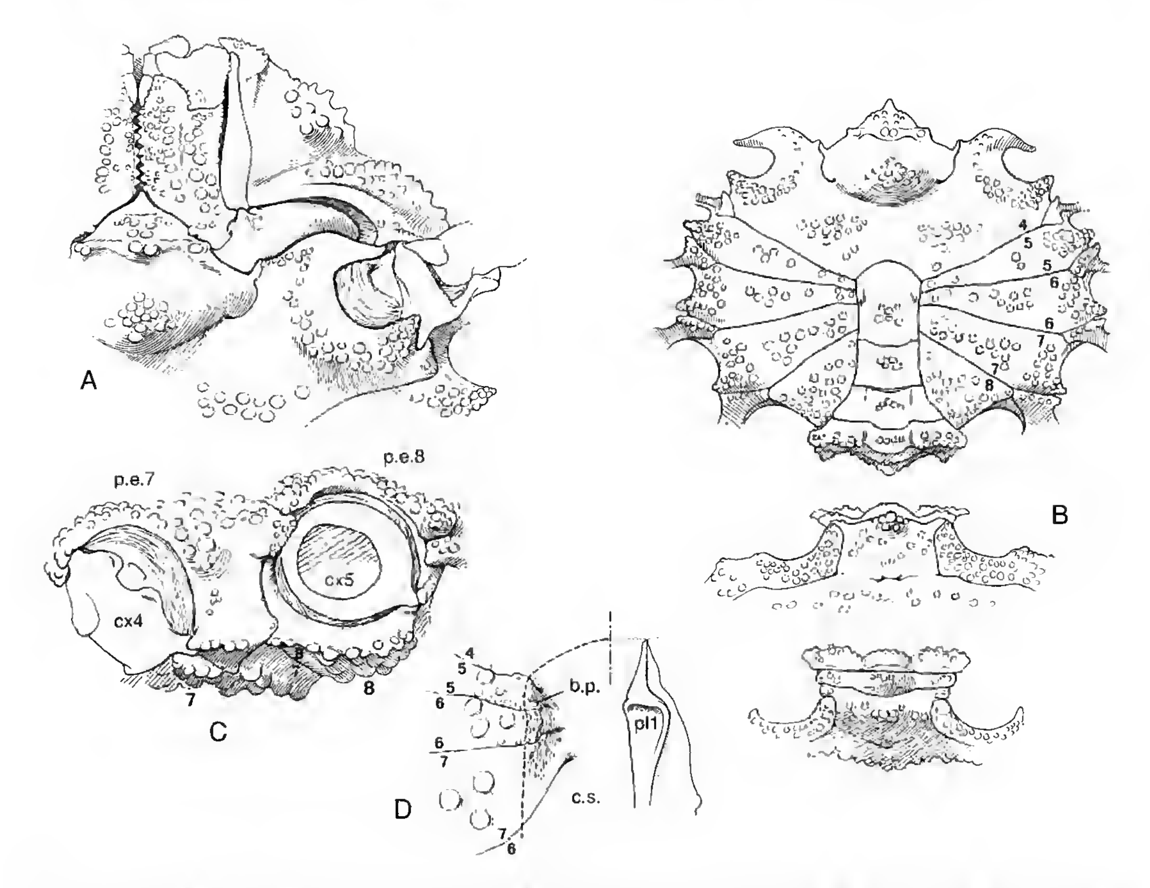


Fig. 13. — Inachoididae. *Paradasygius tuberculatus* (Lemos de Castro), ♂, Guyane française (MNHN-B 19509). **A**, Mxp3 et fente ptérygotomienne ; B, sternum thoracique et abdomen dessiné en trois parties ; **C**, trabécules pleuro-sternales ; **D**, emplacement des crochets de l'appareil bouton-pression de l'abdomen. **b.p.**, crochets de l'appareil bouton-pression de l'abdomen ; **cx4**, **cx5**, coxa de P4, de P5 ; **c.s.**, cavité sterno-abdominale ; **pl1**, premier pléopode mâle ; **p.e.7**, **p.e.8**, partie latéro-externe des pleurites 7 et 8 ; **4/5-7/8**, sutures sternales thoraciques 4/5-7/8.

7. Face dorsale de la carapace (Figs 11B, 12A, B, 15F) profondément sillonnée et dénuée de soies en crochet, typiques de nombreux Majidae ;
8. Sternum thoracique étroit au niveau de l'écusson antérieur qui pénètre entre les Mxp3, au contraire très élargi au niveau des segments 4-7 (Figs 11C, E, 12C, D, 13B, 14B) ; sternum se réunissant au ptérygostome par une avancée allongée et se prolongeant par des trabécules (pleuro-sternales) qui entourent les coxae des pattes ambulatoires (Fig. 13C) ;
9. Sutures sternales thoraciques toutes interrompues (Figs 11C, 12C, D, 13B, 14B) ;
10. Fente ptérygostomienne vaste, frangée de soies, fermée en avant du chélipède par l'avancée qui relie le plastron sternal thoracique au rebord ptérygostomien (Figs 11C, 12C, D, 13A, 14A), la ventilation respiratoire ne pouvant utiliser les voies habituelles en raison de l'insertion de la carapace sur les pleurites ;
11. Mxp3 avec une coxa et un épipodite très développés ;
12. Abdomen mâle composé au maximum de six éléments, le segment 6 étant soudé au telson, d'où formation d'un pléotelson, lequel est souvent très allongé (Figs 11C, 12D, 13B, 14B) ;
13. Crochets de l'appareil bouton-pression développés (Figs 12C, D, 13D, 14C), correspondant à des fossettes profondes situées sur le pléotelson, à des niveaux variables (Figs 12C, D) ;
14. Abdomen femelle jamais composé de plus de cinq segments, avec les segments 5-6 soudés et fusionnés au telson (formation d'un pléotelson) ;
15. Formation d'une large cavité incubatrice, par suite de l'élargissement du pléotelson en une large calotte discoïde (Figs 11E, 12E) ;
16. Modification du plastron sternal chez la femelle, le sternum se soulevant en une muraille (muraille sternale, Fig. 12F) sur laquelle s'emboîte cette calotte (tout au moins chez les genres dont nous avons examiné des femelles mûres) ;
17. Très gros œufs, peu nombreux (Fig. 12F) ;
18. Squelette endophragmal séparé en deux parties dorso-ventrales par la lame de jonction et formé également de deux parties exclusivement latérales (sauf au niveau de la selle turcique, peu individualisée), symétriques, régulièrement cloisonnées dans le plan longitudinal (Secretan sous presse).

Une synapomorphie majeure semble être la présence des deux piliers verticaux qui soudent le système endophragmal à la carapace : à partir de la face interne de la carapace, au niveau de la région métagastrique, ils traversent le squelette et rejoignent la face interne du sternum thoracique à la base de l'écusson sternal, c'est-à-dire au niveau du sternite 3.

Néanmoins, certains caractères se présentent à divers degrés, comme par exemple l'avancée du sternum vers le ptérygostome, laquelle est plus ou moins prononcée. Chez *Paradasygius tuberculatus* (Lemos de Castro) (Figs 11C, 13A), une avancée sternale complète isole la cavité arthrodiale du chélipède ; de même, chez *Batrachonotus nicolsi* Rathbun, 1894, *B. fragosus* Stimpson, 1871, *Arachnopsis filipes* Stimpson, 1871, *Euprognatha rastellifera* Stimpson, 1871, *E. bifida* Rathbun, 1893 (Fig. 12C), *Anasimus latus* Rathbun, 1894 (Fig. 12D), la jonction est totale, avec une fente ptérygostomienne complètement séparée de la cavité arthrodiale du chélipède. Chez *Paradasygius depressus* (Bell, 1835) (Fig. 14A), *Collodes leptocheles* Rathbun, 1894, *Pyromaia tuberculata* (Lockington, 1876), et dans le genre *Leurocyclus* Rathbun, 1897, se développe une languette sternale, qui n'atteint cependant pas le rebord ptérygostomien. Une étude détaillée de cette disposition s'avère nécessaire, à la fois chez les Inachoididae et chez les Inachidae.

Les trabécules (pleuro-sternales) qui entourent les coxae des pattes ambulatoires (Fig. 13C) ferment les cavités arthrodiales de celles-ci. Le passage de l'eau respiratoire ne peut se faire que par la très large fente ptérygostomienne. L'aplatissement du corps et la réduction extrême du branchiostégite aboutissent à une diminution de la capacité de la chambre branchiale et des branchies, particularités qui existent également chez les Hymenosomatidae.

Synonymie des Inachoididae Dana, 1851

Inachoidinae Dana, 1851a : 432.

Inachoididae – Dana 1851b ; 1852 : 83. – Neumann 1878 : 13. – Drach & Guinot 1983 : 37-42. – Guinot 1984 : 377. – Manning & Holthuis 1981 : 252 (cit.).

Salacinae Dana, 1851a : 430 ; 1852 : 81. – Brito

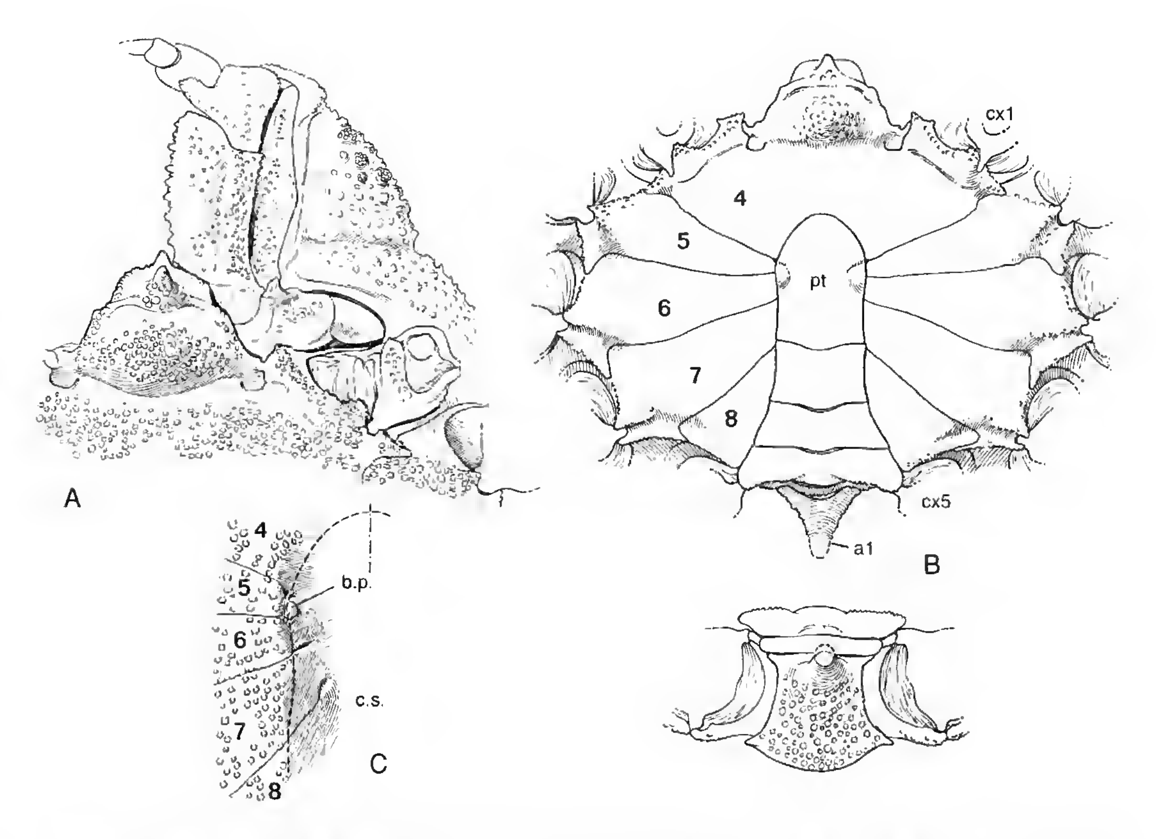


FIG. 14. — Inachoididae. *Paradasygius depressus* (Bell), ♂ (MNHN-B 20818). **A**, Mxp3 et fente ptérygostomienne ; **B**, sternum thoracique et abdomen dessiné en deux parties ; **C**, emplacement des crochets de l'appareil bouton-pression de l'abdomen. **b.p.**, crochets de l'appareil bouton-pression de l'abdomen ; **cx1**, **cx5**, coxa de P1, de P5 ; **c.s.**, cavité sterno-abdominale ; **pt**, pléotelson ; **4-8**, sternites thoraciques 4-8.

Capello 1871 : 264. – Manning & Holthuis 1981 : 252 (cit.).

Salaciinae – Guinot 1984 : 381.

Collodinae Stimpson, 1871 : 119. – Neumann 1878 : 12. – Manning & Holthuis 1981 : 252 (cit.).

Inachoidinae – Melo 1996 : 167, 191.

GENRES INCLUS. — *Aepinus* Rathbun, 1925 (non examiné), *Anasimus* H. Milne Edwards, 1880, *Arachnopsis* Stimpson, 1871, *Batrachonotus* Stimpson, 1871, *Collodes* Stimpson, 1861, *Euprognatha* Stimpson, 1871, *Inachoides* H. Milne Edwards *et* Lucas, 1842 (genre-type), *Leurocyclus* Rathbun, 1897, *Paradasygius* Garth, 1958, *Pyromaia* Stimpson, 1871.

REMARQUES

Tous les genres en question étaient classiquement attribués aux Inachinae (sauf *Leurocyclus*). Par exemple, tous les Inachinae de la côte nord-américaine étudiés par Williams (1984 : 292), à l'exception des genres *Anomalothir* Miers, 1879, *Podochela* Stimpson, 1860, *Stenorhynchus* Lamarck, 1818, sont à soustraire des Inachidae. Les Inachoididae habitent tous les mers des côtes nord- et sud-américaines, compte tenu que *P. tuberculata* (Lockington, 1877) a été introduite en Asie de l'Est, en Nouvelle-Zélande (Furota 1996a, b) et en Australie (Morgan 1990).

Le cas du genre *Capartiella* Manning *et* Holthuis, 1981, d'Afrique occidentale, monospécifique avec *C. longipes* (Capart, 1951) (Monod 1956 : 537, sous le nom de *Physachaeus* ; Manning & Holthuis 1981 : 277), pose problème. Comme chez les Inachoididae, les bords de la face dorsale de la carapace (Fig. 15E), en arrière de P1, sont prolongés par une portion externe des pleurites. L'abdomen mâle offre un pléotelson par suite de

la soudure du segment 6 avec le telson. Les crochets de l'appareil bouton-pression sont extrêmement pointus (Fig. 15D). Les profondes fossettes correspondantes sont curieusement situées sur deux languettes détachées : émanant du dernier élément abdominal, elles paraissent presque mobiles (à vérifier sur d'autres individus) (Fig. 15G). L'abdomen femelle est composé de 5 segments (segment 6 soudé au telson). Mais tous ces caractères (sauf le débordement des parties latéro-pleurales) peuvent aussi bien indiquer un Inachidae (Fig. 15A-C). Chez *Capartiella* il faut citer des traits non inachoïdidiens, comme par exemple l'absence de large fente ptérygostomienne délimitée par une avancée du sternum, le Pl1 mâle (Forest & Guinot 1966, fig. 14) avec l'apex dilaté et l'ouverture située à l'extrémité d'un lobe développé. L'appartenance du genre *Capartiella* aux Inachoididae est douteuse. Le caractère « dépassement de la portion latéro-externe des pleurites de chaque côté de la carapace » ne serait donc pas exclusif des Inachoididae et pourrait se rencontrer chez certains Inachidae.

DÉVELOPPEMENT LARVAIRE

À notre connaissance, les stades de développement ont été étudiés chez deux espèces d'Inachoididae, *Anasimus latus* Rathbun (Sandifer & Van Engel 1972) et *Pyromaia tuberculata* (Lockington) (Webber & Wear 1981). Ces derniers auteurs (*ibid.* : 381) relèvent combien les larves de ces deux espèces sont proches et diffèrent de celles de tous les autres Brachyoures.

Sandifer & Van Engel (1972 : 148) sont les premiers à avoir attiré l'attention sur les traits exceptionnels des stades zoés (Fig. 10C, zoé I) d'*A. latus*, avec une combinaison unique de caractères, notamment : (1) l'absence d'épines rostrales et latérales ; (2) la présence d'une paire d'épines oculaires ; (3) la présence de « *hook-like expansions* » sur le pléomère 2 ; (4) l'abdomen composé de cinq somites chez la zoé I, donc avec le pléomère 6 fusionné avec le telson (de six chez la zoé II) ; (5) la présence de simples « *pleopodal buds* » chez la zoé II.

La mégalope (Fig. 10D) d'*Anasimus latus* Rathbun (Sandifer & Van Engel 1972) se distingue également de toutes les mégalopes connues de Brachyoures des Amérique par l'armature réduite de la carapace ; l'article basal antennaire avec une longue avancée ; les quatre épines terminales du telson. À signaler encore la présence de six pléomères (+ telson) et de pléopodes 2-6 courts (exopodite 2-articulé) et terminés par des soies plumeuses longues (plus réduites sur le Pl6, semble-t-il). La discusssion de Sandifer & Van Engel (1972) fait bien ressortir les différences par rapport aux zoés et à la mégalope des Inachidae.

Webber & Wear (1981 : 370, 380) décrivent la zoé I de *Pyromaia tuberculata* et ne font pas mention de mégalope. La combinaison de caractères rencontrés est unique. D'une discussion bien argumentée il ressort que *Pyromaia tuberculata* et *Anasimus latus* se distinguent de tous les Inachidae de la conception traditionnelle. Webber & Wear (*ibid.* : 381) concluent que « P. tuberculata *and* A. latus *fall quite neatly between the* Stenorhynchus *species and* Inachus, Achaeus, *and* Macropodia, *and thus support Rice's statement by helping fill the gap in what is a very considerable range of zoeal characters for a single subfamily* » (d'après les caractères larvaires, les Inachinae *sensu* Rice 1980, se départagent en ces deux groupes, au moins).

Wear & Fielder (1985 : 28) font connaître, sans beaucoup de détails, la zoé II de *Pyromaia tuberculata* mais, sous la rubrique « mégalope », ils indiquent « *no knowledge* ».

Paula & Cartaxana (1991) montrent qu'*Anasimus latus* et *Pyromaia tuberculata* présentent les caractères larvaires des Inachinae les plus avancés tel que *Stenorhynchus* Lamarck et qu'ils partagent, par ailleurs, avec *Macropodia* Leach et *Achaeus* Leach un certain nombre d'auttes traits.

La combinaison particulière des caractères larvaires justifie la séparation du taxon Inachoididae, même si actuellement seules deux espèces, *Pyromaia tuberculata* et *Anasimus latus*, ont leurs larves connues.

FOSSILES

Parmi les Majoidea fossiles cités par Glaessner (1969 : R504) et attribués aux Inachinae, nous supposons que des formes américaines pourraient être rapportées aux Inachoididae. Contrairement au cas des Hymenosomatidae, la fossilisation d'Inachoididae est très vraisemblable étant donné

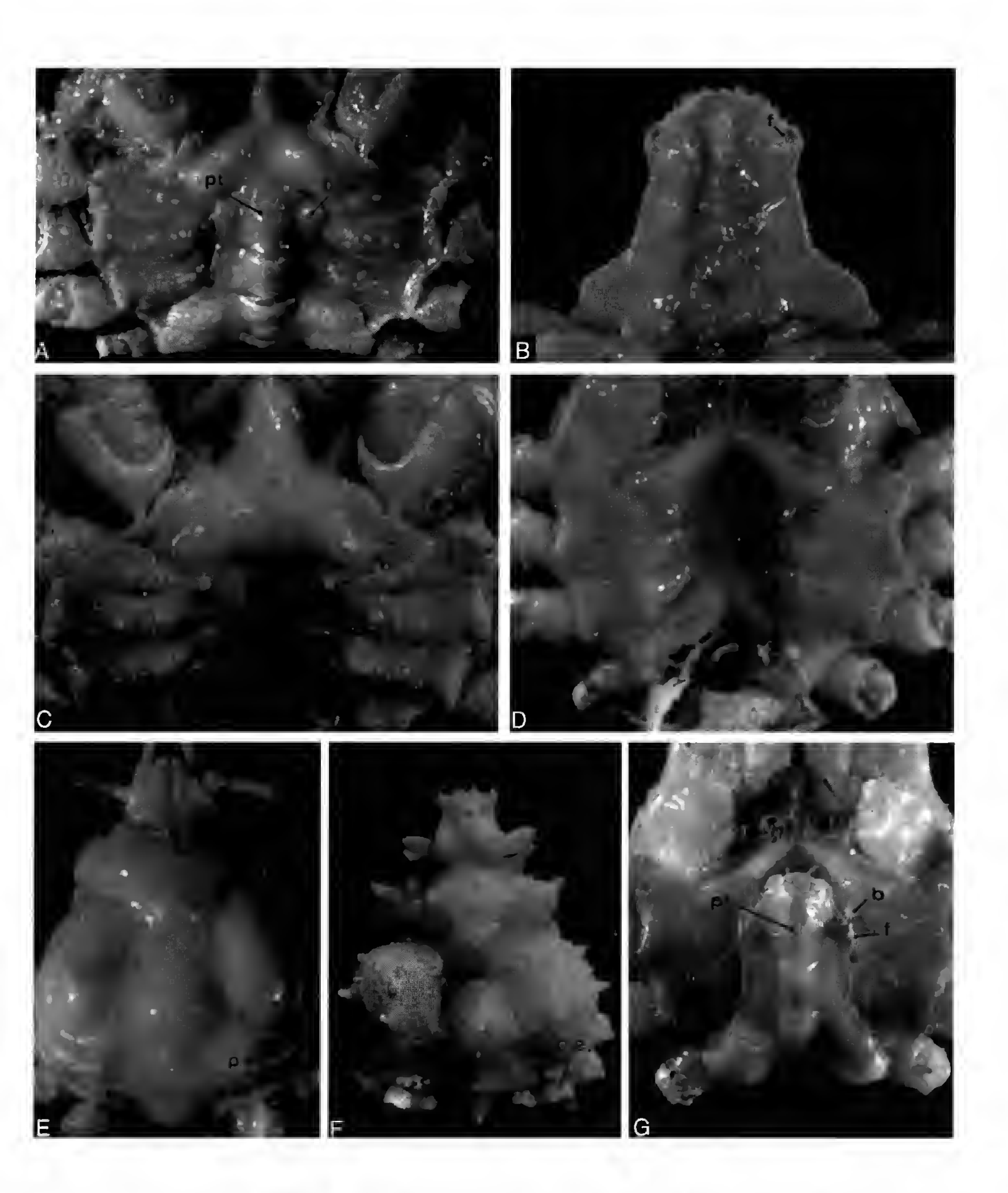


FIG. 15. — **A-C**. *Inachus dorsettensis* (Pennant) (Inachidae), ♂ : **A**, sternum thoracique ; **B**, face ventrale de l'abdomen ; **C**, sternum thoracique, sans l'abdomen. **D**, **E**, **G**, *Capartiella longipes* (Capart), ♂ : **D**, sternum thoracique, sans l'abdomen ; **E**, carapace et extrémité latéro-externe des pleurites, apparente ; **G**, sternum thoracique, avec l'abdomen (un peu détaché). **F**, *Euprognatha gracilipes* A. Milne Edwards (Inachoididae) : carapace et extrémité latéro-externe des pleurites apparente. **b.**, crochets de l'appareil bouton-pression de l'abdomen ; **b.p.**, appareil bouton-pression de l'abdomen ; **f**, fossettes de l'appareil bouton-pression ; **g**, gouttière de sertissage de la carapace ; **pt**, pléotelson ; **p.e.**, partie externe des pleurites.

la calcification de leur tégument. Il est évident que l'examen des représentants fossiles permettrait de vérifier assez facilement si des pleurites sont apparents sur les côtés de la carapace et quels sont les rapports entre le pléomère 1 et le céphalothorax.

Le genre *Eoinachoides* Van Straelen, 1933 (p. 5) est représenté par deux espèces. *E. senni* Van Straelen, 1933, de l'Éocène supérieur du Venezuela, indiqué comme ayant des affinités « apparentes » avec le genre *Inachoides* H. Milne Edwards *et* Lucas, est illustré par une carapace profondément sillonnée où l'on ne peut distinguer la présence de pleurites. Une deuxième espèce, *E. latispinosa* Carriol, de Muizon & Secretan, 1987 (p. 7, fig. 3, pl. 2, fig. 1), du Miocène supérieur du Pérou, offre une carapace où la partie postérieure manque, ce qui ne permet pas d'observer un éventuel dépassement des pleurites.

Une espèce non nommée, du Miocène supérieur de Floride, a été rapportée au genre actuel *Euprognatha* Stimpson, 1871 mais elle n'est représentée que par des dactyles de chélipèdes (Rathbun 1926 : 112, pl. 24, figs 16-19).

Dans le genre *Pyromaia* Stimpson (*cf.* Glaessner 1929 : 359 ; 1969 : R504), l'espèce actuelle *P. tuberculata* (Lockington, 1877) a été signalée du Pléistocène de Californie par Rathbun (1926 : 22, pl. I, fig. 1), qui figure un abdomen femelle formant une large cavité incubatrice.

DISCUSSION SUR LES AFFINITÉS ENTRE HYMENOSOMATIDAE ET INACHOIDIDAE

Comme les rappels historiques l'ont montré plus haut, en ce qui concerne la famille des Hymenosomatidae, les carcinologistes se sont heurtés à une difficulté majeure car une localisation sternale, apparemment thoracotrème, des orifices génitaux mâles s'y combine avec certains caractères de Majidae. En revanche, le groupement majien (y compris les Inachoididae) ne pose pas le même problème puisque, à cet égard, tous ses représentants offrent une localisation coxale des orifices mâles (Griffin & Tranter 1986), c'est-à-dire la même condition primitive. Dès lors que les Hymenosomatidae en sont exclus, la superfamille Majoidea (ou la famille Majidae des auteurs) prend naturellement place dans les Heterotremata sans qu'y soit constatée la tendance à l'acquistion d'une disposition dérivée, avec orifices coxo-sternaux. C'est pourquoi Guinot (1978 ; 279) pouvait évoquer, quant à ce caractère, un « quantum évolutif réduit » chez les Majoidea (par rapport aux Leucosioidea par exemple), rappelant toutefois que Bouvier (1940 : 307) signalait un système nerveux condensé dans la famille des Majidae. Il ne faisait pas de doute qu'un groupement aussi vaste que les Majoidea, le plus riche en taxons parmi les Brachyoures, avec près de 900 espèces assignées à plus de 150 genres, devait comprendre des formes très évoluées, à côté de formes très primitives comme les Oregoniidae. La découverte d'une combinaison unique de caractères très avancés chez les Inachoididae (Drach & Guinot 1982, 1983) a montré, si besoin était, la complexité des Majoidea. L'ancienne thèse d'une proximité Majidae-Hymenosomatidae, reprise dans la présente note, redonne toute son ampleur au groupement Majidae des auteurs.

L'hypothèse d'une relation phylogénétique entre Hymenosomatidae et Inachoididae permet d'expliquer les similarités observées, identifiées comme héritées d'un ancêtre commun. Le critère de parcimonie peut être appliqué, minimisant le recours aux hypothèses d'homoplasie. Il est évident que l'apparition de caractères analogues (comme par exemple les modifications de l'abdomen femelle pour la formation d'une cavité incubatrice) peut être imputée à la convergence, dans le cadre d'une stratégie de reproduction.

Nous considérons comme étant des synapomorphies des Hymenosomatidae et des Inachoididae les caractères suivants : très fort aplatissement du corps ; squelette endophragmal peu épais, aplati (pleurites presque horizontaux chez les Inachoididae, un peu abaissés vers l'avant chez les Hymenosomatidae), avec une double bipartition (dorso-ventrale et antéro-postérieure), avec une lame de jonction horizontale, le tout étant très régulièrement compartimenté ; sternum thoracique rétréci au niveau de l'écusson antérieur entre les Mxp3 et élargi au niveau des somites 4-7 ; sutures sternales thoraciques toutes

interrompues ; jonction sternum-ptérygostome ; fente ptérygostomienne extrêmement vaste ; Mxp3 avec coxa et épipodite très développés ; orifice génital mâle coxo-sternal et sans connection avec la suture 7/8 ; abdomen mâle composé au maximum de six éléments, avec formation d'un pléotelson par soudure du telson avec le segment 6 au moins (éventuellement fusion d'autres segments encore) ; crochets de l'appareil bouton-pression développés ; fossettes correspondantes profondes, situées sur la face ventrale du pléotelson, à des niveaux variables ; abdomen femelle composé au maximum de six éléments, c'est-à-dire de cinq segments + pléotelson, avec soudure du telson avec le segment 6 au moins ; face dorsale de la carapace profondément sillonnée et (généralement) dénuée de soies en crochet, typiques de nombreux Majidae ; article urinaire (généralement) éloigné de la base du segment basal antennaire et noyé au sein de l'épistome ; formation d'une cavité incubatrice par élargissement des éléments terminaux de l'abdomen en une calotte discoïde ; chez la femelle mûre, modifications du sternum thoracique, très forte excavation de ce dernier en son milieu et, au minimum, sur ses bords formation d'une muraille (muraille sternale) sur laquelle s'emboîte la calotte ; œufs relativement peu nombreux et plutôt de grande taille.

Certains des caractères cités ci-dessus ont pu apparaître indépendamment. Il existe chez d'autres groupes de Brachyoures des exemples similaires, chez la femelle mûre, de formation d'une cavité incubatrice (par élargissement des éléments terminaux de l'abomen en une calotte discoïde), de modifications du sternum thoracique, avec formation d'une muraille sternale sur laquelle s'emboîte la calotte, et d'œufs peu nombreux et de grande taille. La prise en compte d'un maximum de caractères structuraux, fonctionnels, ontogénétiques et biogéographiques permettra, par une analyse cladistique, de proposer un arbre phylogénétique.

Les états de caractères sont identifiés pour certaines structures.

Pléotelson

La formation d'un pléotelson est une constante chez les Hymenosomatidae comme chez les Inachoididae. De rares exemples de ligne de suture encore visible entre le segment 6 et le telson existent chez les Hymenosomatidae, au stade juvénile. Chez les Inachoididae, la ligne de suture disparaît aussi mais on devine la trace de celle-ci, par exemple chez *Euprognatha bifida* (Fig. 11C) et chez *Anasimus latus* (Fig. 11D) où le pléotelson est remarquablement allongé. Les deux parties restent si manifestes que, chez le mâle d'*Inachoides*, Rathbun (1925 : 59) compte six segments tandis que Garth (1958 : 95) en dénombre sept (chez *I. microrhynchus*). L'abdomen mâle de plusieurs genres américains rapportés ici aux Inachoididae a été décrit comme possédant les deux derniers « segments » fusionnés par Garth (1958 : 60, *Euprognatha* ; 67, *Collodes* ; 80, *Paradasygius* ; 85, *Pyromaia*). La réunion des deux derniers éléments abdominaux entraîne un emplacement particulier des fossettes d'accrochage sur le tout dernier élément abdominal, ce qui est inusuel chez les Brachyoures.

Chez les Majoidea, l'abdomen mâle est généralement composé de six segments + telson (indiqué comme sept segments chez Griffin & Tranter 1986). C'est seulement chez certains genres d'Inachidae qu'interviennent une coalescence terminale et un emplacement « atypique » des fossettes sur le dernier élément abdominal (Fig. 15B) avec, très rarement, une coalescence intéressant, en plus, d'autres pléomères. Les genres suivants (liste non exhaustive) d'Inachinae présentent un abdomen analogue à celui des Inachoididae : *Erileptus* Rathbun (Garth 1958 : 91), *Podochela* Stimpson (Garth 1958 : 103), *Stenorhynchus* Lamarck (Garth 1958 : 129), *Achaeus* Leach (Griffin & Tranter 1986 : 4), *Achaeopsis* Stimpson (Griffin & Tranter 1986 : 20), *Inachus* Weber (Christiansen 1969 : 100) (Fig. 15A, B), *Dorhynchus* Thomson (Christiansen 1969 : 106 ; Manning & Holthuis 1981 : 280). Pour *Inachus*, genre-type des Inachidae emend., nous figurons le plastron sternal, aux sutures toutes interrompues, la cavité sterno-abdominale avec les crochets de l'appareil bouton-pression et les fossettes correspondantes, l'abdomen avec son pléotelson (Fig. 15A-C).

Chez la femelle des Inachoididae et chez les Hymenosomatidae, le nombre de pléomères ne

dépasse jamais le nombre de cinq, les deux derniers éléments (6 + telson) étant toujours soudés en un pléotelson, comme chez le mâle. Chez les Inachoididae, l'abdomen femelle se réduit à quatre segments + pléotelson, avec une calotte discoïde résultant de la coalescence des segments 5 et 6 avec le telson. Chez les Hymenosomatidae, la disposition est plus diversifiée : de cinq segments distincts (état plésiomorphe) à une large pièce composée des segments 2-5 soudés + pléotelson (état apomorphe).

Carapace
Chez tous les Inachoididae, la partie latéro-externe des pleurites 4-8 (c'est-à-dire ceux correspondant aux péréiopodes thoraciques) déborde de la carapace et apparaît à découvert : le repérage des parties exposées de chaque pleurite, 4-8, est aisé. C'est seulement en arrière des chélipèdes que les pleurites dépassent de la carapace proprement dite ; en avant, la disposition est « normale ». La dissection permet de bien distinguer la gouttière de sertissage de la carapace, creusée dans la portion latéro-externe des parois pleurales. Le premier segment abdominal, disposé dorsalement dans le prolongement de la face dorsale de la carapace et qui exhibe la même ornementation que cette dernière, s'intègre complètement au céphalothorax, avec une séparation parfois peu distincte.
Chez les Hymenosomatidae, la disposition est difficile à interpréter. On pourrait homologuer la rainure hyménosomienne à une gouttière de sertissage de la carapace (seul le couvercle dorsal serait alors la carapace *stricto sensu*) et considérer la partie située tout autour et au-delà de la rainure comme une région pleurale, par suite de la fusion de la partie latéro-externe des pleurites en un ensemble indivis. En effet, dans la partie postérieure du céphalothorax, les pleurites, presque horizontaux, ont leur bord externe qui est très proche du bord de la carapace.
Il serait possible de concevoir : (1) une condition plus primitive chez les Inachidae *stricto sensu*, où les pleurites, moins horizontaux, ne sont pas du tout découverts et où la carapace se continue jusqu'aux cavités arthrodiales de P1-P5 ; (2) une condition dérivée chez les Inachoididae, avec les pleurites encore complètement individualisés sur toute leur étendue ; et (3) une condition plus avancée chez les Hymenosomatidae, où aurait eu lieu une fusion des parties distales des pleurites 4-8 (synapomorphie). Mais nous n'avons aucune preuve de ce processus. En plus, une difficulté majeure surgit dans le point 3 de l'hypothèse : vers l'avant, là où les pleurites sont un peu moins horizontaux et s'abaissent par rapport aux cavités arthrodiales des péréiopodes, à quoi peut-on homologuer la partie ventrale de la carapace située extérieurement à la rainure hyménosomienne ? L'impossibilité de définir complètement la zone d'insertion de l'épimère ne permet pas de conclure (Secretan comm. pers.).
En l'absence, chez les Hymenosomatidae, de ligne latérale continue, la rainure hyménosomienne ne serait-elle pas une ligne de déhiscence lors de la mue ? Les observations sur la mue des Hymenosomatidae ne précisent pas clairement les modalités de l'exuviation (Broekhuysen 1955).
Dans les deux familles les aires délimitées sur la face dorsale de la carapace sont similaires, les sillons souvent très profonds des Inachoididae étant remplacés le plus fréquemment chez les Hymenosomatidae par des sillons qui ressemblent davantage à des « *lineae* ».

Squelette endophragmal
Chez les Hymenosomatidae, il est très peu épais, composé de deux parties latérales régulièrement cloisonnées, elles-mêmes séparées par une lame de jonction, horizontale (Fig. 6F). En plus, chez les Inachoididae, il y a soudure des faces internes de la carapace et du sternum thoracique par l'intermédiaire de deux piliers. Situés de chaque côté de la région métagastrique, ces piliers s'attachent à la face interne de la carapace, traversent de part en part le système squelettique et, enfin, rejoignent le plastron ventral à la base de l'écusson sternal, c'est-à-dire au niveau du sternite 3.

Péréiopodes thoraciques
Nous ne discuterons pas sur la ressemblance des chélipèdes et des pattes ambulatoires entre Hymenosomatidae et Inachoididae. Là encore, les formes sont plus variées chez les Hymenosomatidae (Melrose 1975) avec, assez

fréquemment, des péréiopodes allongés et grêles, P2-P3 étant de longueur analogue et dirigés vers l'avant, ce qui rappelle beaucoup les Inachoididae et aussi les Inachidae. Une étude des soies serait nécessaire.

Pléopodes
Chez les Inachoididae, le premier pléopode sexuel mâle est connu surtout par les figures données par Garth (1958, pl. B, figs 8, 9, pl. E, figs 1-7, 9) et par Williams (1984, fig. 241b, c, e-g, i, m, n). Le Pl1 offre une morphologie très homogène : il est plutôt rectiligne, épais, avec l'apex plus ou moins effilé et l'ouverture latérale surmontée ou non par un lobe, de toute façon peu proéminent. La proximité avec le premier pléopode des Inachidae *stricto sensu* est assez flagrante.
Chez les Hymenosomatidae, la morphologie du Pl1, connue principalement par les figures données par Lucas (1980, figs 9A-K, 10A-J) et par Ng & Chuang (1996), est au contraire très diversifiée : la forme varie de très fortement incurvée à rectiligne, de mince à très épaisse, de simple à torsadée ; l'ornementation varie de faible à fournie (spinules, soies courtes ou longues, éventuellement barbulées) ; l'apex est soit effilé soit très complexe. Une étude très précise du Pl1 mâle chez tous les Hymenosomatidae devrait permettre de définir le plan de base de cet appendice et d'analyser ses modifications au sein de la famille. Cette diversification n'est pas étonnante, rejoignant celle de la plupart des autres structures (abdomen, Mxp3, rostre). Une comparaison s'impose entre le Pl1 mâle, simple, des Inachoididae (? condition primitive) et celui, apparemment plus complexe, de certains Hymenosomatidae.

Des explications devront être apportées au problème de la spécialisation des Hymenosomatidae, représentants très avancés d'une lignée et dont le succès évolutif est démontré par le grand nombre d'espèces existantes, colonisant les milieux les plus variés et adaptées à des conditions extrêmes.

Similitudes dans le développement larvaire

En ce qui concerne le développement larvaire, les particularités des Hymenosomatidae et celles des deux seules espèces d'Inachoididae où les larves sont connues, *Anasimus latus* et *Pyromaia tuberculata*, les distinguent, les uns et les autres, de tous les autres Brachyoures (cf. *supra* et Fig. 10). Par exemple, la réduction ou l'absence des épines principales de la carapace ainsi que l'absence de toutes épines additionnelles ne laissent à leur voisinage que certains Majidae Inachinae et, un peu plus à l'écart, *Pinnotheres* et *Ebalia* (Wear & Fielder 1985 : 82, clef pour les larves de Brachyoures de Nouvelle-Zélande).
La mégalope d'*Anasimus latus* (Fig. 10A), à la carapace courte et très élargie postérieurement, ne ressemble pas à celle des autres Brachyoures ni à celle des Majoidea. Il sera intéressant de la comparer au premier stade post-larvaire (Fig. 10E) des Hymenosomatidae, famille où il n'y a pas de mégalope. Les derniers stades de développement de *Pyromaia tuberculata* n'étant pas ou incomplètement connus, il conviendra de vérifier si la zoé II a cinq ou six pléomères [Wear & Fielder (1985 : 28) ne donnent que peu d'informations sur la zoé II et ne la figurent pas] et si la mégalope (inconnue à ce jour) possède, ou non, des uropodes fonctionnels (Paula & Carraxana 1991 : 120).
Aucune confrontation précise entre les larves hyménosomiennes et celles des deux espèces d'Inachoididae n'a été tentée dans les revues synthétiques des ontogénéticiens. Le cadre de ce travail ne permet pas une telle analyse, mais il est probable que de telles comparaisons permettraient de mettre en valeur les apomorphies des deux familles, Hymenosomatidae et Inachoididae, et de vérifier leurs relations avec les Inachinae emend. et les autres Majoidea. En tout cas, les caractères ontogénériques semblent bien confirmer l'appartenance des Hymenosomatidae aux Heterotremata et leurs affinités avec les Majoidea.

Biogéographie

Si l'on admet que les Hymenosomatidae représentent une branche dérivée des Inachoididae, eux-mêmes dérivés des Inachinae, l'analyse de leur répartition biogéographique apporte des éléments intéressants.
Les Hymenosomatidae sont, pour une part, des habitants des régions côtières de l'Indo-

Ouest-Pacifique tropical et sub-tropical, essentiellement à faible profondeur jusqu'à 20 m, avec des signalements rares à plus grande profondeur (*ca.* 500 m), ainsi que dans les eaux continentales adjacentes. S'il n'y a pas eu dispersion vers les îles du Pacifique Central (pas de représentant ni aux Hawaii ni en Polynésie) et si les espèces marines montrent généralement une aire de répartition relativement restreinte, en revanche une espèce d'eau douce comme *Amarinus lacustris* est présente à la fois en Australie et en Nouvelle-Zélande. Pour une autre part, un certain nombre d'espèces d'Hymenosomatidae vivent dans les régions tempérées et tempérées-froides méridionales (Nouvelle-Zélande), une espèce (*Halicarcinus planatus*) montrant une distribution circumpolaire dans l'Atlantique Sud (Lucas 1980). À part cette dernière espèce, la famille est absente des côtes du continent américain (si l'on excepte *Neorhynchoplax kempi*, introduite dans le canal de Panama). Sur les côtes atlantique et pacifique d'Amérique, on pourrait dire que les Hymenosomatidae sont remplacés par les Inachoididae. En effet, tous les Inachoididae sont exclusivement américains (si l'on excepte *Pyromaia tuberculata*, introduite au Japon, en Australie et en Nouvelle-Zélande) et marins, dans des eaux peu profondes jusqu'à près de 700 m. Leur succès évolutif n'est pas comparable à celui des Hymenosomatidae, aucun représentant n'étant connu des eaux saumâtres ou douces. L'existence de formes ouest-africaines (*cf.* sous *Capartiella*) est à vérifier.

Le groupe des Inachidae **emend.**, qui se restreint maintenant aux seuls genres apparentés à *Inachus*, doit être révisé. Il conviendra, après l'exclusion des Inachoididae, de confronter les genres américains restant dans les Inachidae **emend.** aux représentants atlantiques et indo-pacifiques, et de préciser la distribution de la famille.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Certaines modifications et des compléments sont apportés ici (tableau 1) à la classification préliminaire de Guinot (1977, 1978, tabl. p. 214).

1. La famille des Hymenosomatidae (ou superfamille des Hymenosomatoidea) est rapportée aux Heterotremata à orifice coxo-sternal, condition dérivée. Le groupe le plus proche serait, parmi les Majoïdea, la famille des Inachoididae (plusieurs genres américains exclus des Inachidae ; genre *Leurocyclus* exclu des Pisidae).

2. Parmi les Majoidea, les représentants qui ont un abdomen mâle de six éléments + telson appartiennent soit aux Inachoididae (liste plus haut) soit aux Inachidae. Il conviendra de réviser le statut des genres restants d'Inachidae *sensu* Garth (1958) ou *sensu* Griffin & Tranter (1986), lesquels offrent sept segments abdominaux (chez le mâle comme chez la femelle), tels *Anomalothir* Miers (Garth 1958 : 48), *Eurinetops* Stimpson (Garth 1958 : 51), *Cyrtomaia* Miers, *Platymaia* Miers, *Pleistacantha* Miers. Le genre *Camposcia* Latreille, laissé dans les Inachinae par Griffin & Tranter (1986 : 4, 22), serait à séparer. Le genre *Macrocheira* de Haan, également laissé dans les Inachinae par Griffin & Tranter (1986 : 3), doit être distingué, et la famille des Macrocheiridae Dana, 1851, réhabilitée (Clark & Webber 1991).

3. Dans une hypothèse préliminaire, la famille des Pinnotheridae (ou superfamille des Pinnotheroidea) est ici rapportée aux Heterotremata. L'appartenance des Pinnotheridae aux Catométopes ou aux Thoracotremata n'est donc pas retenue. En effet, les Pinnotheridae montrent une localisation très variable de l'orifice génital mâle sur le sternite thoracique 8, sans rapport étroit avec la suture 7/8 (Guinot 1979a : 212, fig. 53G) ; il s'agirait d'une condition coxo-sternale. Les ressemblances constatées entre les larves d'Hymenosomatidae et celles de Pinnotheridae sont donc plus explicables, et le rapprochement de ces deux familles, souvent envisagé par les carcinologistes du passé, se trouve justifié.

4. Les Cryptochiridae (ou Cryptochirioidea) sont des Heterotremata à orifice coxo-sternal, condition dérivée.

5. Avec le transfert des Hexapodidae dans les Heterotremata (Guinot & Bouchard sous presse), la section des Thora-cotremata se trouve réduite, pour ses grandes lignes, aux Gecarcinoidea, Grapsoidea, Ocypo-doidea et Mictyroidea, c'est-à-dire aux Crabes généralement littoraux, amphibies et terrestres, avec des représentants adaptés aux eaux douces.

Néanmoins, il sera nécessaire de vérifier si, dans ces dernières superfamilles, tous les représentants sont bien sternitrèmes au sens strict. À ce stade d'avancement des recherches, la possibilité de la présence d'un orifice coxo-sternal chez certains Thoracotremata ne peut être exclue.

TABLEAU 1. — Familles étant ici rapportées à l'assemblage Heterotremata-Thoracotremata (sans envisager le niveau de superfamille) par rapport à Guinot (1978 : 214). Six familles (indiquées par un *) sont ajoutées aux Heterotremata ; quatre familles restent dans les Thoracotremata.

HETEROTREMATA (liste non exhaustive)	
	MAJIDAE
	INACHIDAE
	INACHOIDIDAE*
	HYMENOSOMATIDAE*
	GONEPLACIDAE*
	HEXAPODIDAE*
	PINNOTHERIDAE*
	CRYPTOCHIRIDAE*
THORACOTREMATA	
	GRAPSIDAE
	OCYPODIDAE
	MICTYRIDAE
	GECARCINIDAE

Remerciements

Nous remercions vivement Peter K. L. Ng (National University of Singapore), qui a mis à notre disposition les épreuves de l'important article (Ng & Chuang 1996) sur les Hymenosomatidae de l'Asie du Sud-Est et qui nous a fait don d'un riche et précieux matériel. Les nombreuses discussions avec Marcos Tavares (Universidade Santa Ursula, Rio de Janeiro), en vue de l'élaboration d'une matrice de caractères dans le cadre d'une recherche sur la monophylie des Brachyoures, nous ont beaucoup éclairés lors de la préparation du présent travail. Sylvie Secretan (Muséum national d'Histoire naturelle/CNRS, Laboratoire de Paléontologie) a mis à notre disposition diverses préparations du squelette endophragmal thoracique, accompagnées de ses dessins et photographies, en nous fournissant des informations précises pour l'interprétation de ce dernier, et nous a communiqué la photographie représentant la coupe sagittale d'*Odiomaris pilosus*, publiée ici (Fig. 6F) : nous lui devons d'avoir pu accéder à la compréhension, parfois difficile, du système squelettique. Elle nous a également aidés pour la bibliographie paléontologique. Jean-Marie Bouchard (Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire de Zoologie, Arthropodes) nous a permis d'utiliser ses photographies en microscopie électronique de l'abdomen mâle d'*Odiomaris pilosus* (Fig. 6D, E).

Nous sommes très reconnaissants à Marcos Tavares et à Peter K. L. Ng, qui ont patiemment relu le manuscrit et ont permis de l'améliorer grâce à leurs judicieux commentaires.

Nous assurons de notre sincère gratitude Michèle Bertoncini qui est l'auteur des dessins originaux et a mis en place l'iconographie, ainsi que Jacques Rebière qui a réalisé toutes les photographies et les a préparées pour la publication.

RÉFÉRENCES

Abele L. G. 1972. — Introduction of two freshwater decapod crustaceans (Hymenosomatidae and Atyiidae) into Central and North America. *Crustaceana* 23 (3): 209-218.

— 1983. — Classification of the Decapoda, 8: XXI-XXIII, *in* Bliss D. C. (ed.), The Biology of Crustacea, vol 8, Vernbeg F. G, & Vernbeg W .B, (eds.), *Environmental Adaptations*. Academic Press, New York.

Abele L. G. & Felgenhauer B. E. 1982. — Crustacea: Malacostraca: Decapoda: 296-326, *in* Parker S. P. (ed.), *Synopsis and classification of Living Organisms*. McGraw-Hill Book Company.

Aikawa H. 1929. — On larval forms of some Brachyura. *Records of oceanographic Works in Japan* 2: 17-55.

Alcock A. 1895. — Materials for a Carcinological Fauna of India. N° 1. The Brachyura Oxyrhyncha. *Journal of the Asiatic Society of Bengal* (1) 64 (2): 157-291.

— 1900. — Materials for a Carcinological Fauna of India. N° 6. The Brachyura Catometopa or Grapsoidea. *Journal of the Asiatic Society of Bengal*, 69 (Part II. Natural Science. N° III, 1900): 279-456.

Baker W. H. 1906. — Notes on South Australian Decapod Crustacea. Part 1. *Transactions of the Royal Society of South Australia* 28: 146-161.

Balss H. 1957. — Decapoda. VIII. Systematik: 1505-1672. *in* Bronns H. G. (ed.), *Klassen und Ordnungen des Tierreichs*. Fünfter Band, 1. Abteilung, 7. Buch, 12. Lief, Leipzig.

Balss H. & Gruner H. E. 1961. — Decapoda: 1771-1978, *in* Bronns H. G. (ed.), *Klassen und Ordnungen des Tierreichs*. Fünfter Band, I. Abteilung, 7. Buch, 14. Lief, Leipzig.

Barnard K. H. 1950. — Descriptive Catalogue of South African Decapod Crustacea. *Annals of the South African Museum* 38: 1-837.

Barnes R. D. & Harrison F. W. 1991. — Introduction to the Decapoda: 1-6, *in* Harrison F. W. (ed.), *Microscopic Anatomy of Invertebrates*, vol. 10. Decapod Crustacea, Harrison F. W. & Humes A. G. (eds). Wiley-Liss, New York.

Beurlen K. 1929. — Zur Organisation mesozoischer Decapoden. *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Palaeontologie* B (5): 171-179.

Borradaile L. A. 1903. — Marine Crustaceans. Parts X. The spider-crabs, *in* Gardiner J. S. (ed.), *The Fauna and Geography of the Maldive and Laccadive Archipelagoes* 2 (2): 681-690.

— 1907. — On the Classification of the decapod Crustaceans. *Annals and Magazine of Natural History* (7) 19: 457-486.

Boschi E. E., Scelzo M. A. & Goldstein B. 1969. — Desarollo larval del Cangrejo, *Halicarcinus planatus* (Fabricius) (Crustacea, Decapoda, Hymenosomatidae) en el laboratorio, con observaciones sobre la distribucion de la especie. *Bulletin of Marine Science* 19 (1): 225-242.

Bouchard J.-M. 1996. — *Dispositifs de rétention et d'accrochage de l'abdomen chez les Crustacés Décapodes Brachyoures (Crabes) : coaptations morpho-fonctionnelles et évolutives*. Mémoire de DEA (Systématique animale et végétale). Muséum national d'Histoire naturelle (miméographié).

Bourne G. C. 1922. — The Raninidae : a Study in Carcinology. *Journal of the Linnean Society of London* 35 (231): 25-79.

Bouvier E.-L. 1940. — Décapodes marcheurs, *in Faune de France*. 37. Lechevalier, Paris, 404 p.

Bowman T. E. & Abele A. G. 1982. — Classification of the Recent Crustacea: 1-27, *in* Abele L. G. (ed.), The Biology of Crustacea, Vol. 1. *Systematics, the fossil records, and biogeography*. Academic Press, New York.

Brito Capello F. de 1871. — Descripção de algumas especies novas de crustaceos. *Jornal de Sciencias mathematicas, physicas e naturaes*, Lisboa (12): 262-265.

Broekhuysen G. J. 1955. — The breeding and growth of *Hymenosoma orbiculare* Desm. (Crustacea, Brachyura). *Annals of the South African Museum* 41 (5): 313-343.

Calman W. T. 1909. — Crustacea: i-viii, 1-346, *in* Lankester R. (ed.), *A Treatise on Zoology*, pt 7, fasc. 3. A. & Ch. Black, London.

Campos E. 1996. — Partial revision of the genus *Fabia* Dana, 1851 (Crustacea: Brachyura: Pinnotheridae). *Journal of Natural History* 30: 1157-1178.

Carriol R. P., Muizon C. de & Secretan S. 1987. — Les Crustacés (Cirripedia et Decapoda) du Néogène de la côte péruvienne. *Annales de Paléontologie* 73 (3) : 137-164.

Chopra B. & Das K. N. 1930. — Further Notes on Crustacea Decapoda in the Indian Museum. III. On two new species of hymenosomatid crabs, with notes on some other species. *Records of Indian Museum* 32: 413-429.

Christiansen M. E. 1969. — Crustacea Decapoda Brachyura, *in Marine Invertebrates of Scandinavia* (2): 1-143. Universitetsforlaget, Oslo.

Chuang T. N. & Ng P. K. L. 1991. — Preliminary descriptions of one new genus and three new species of hymenosomatid crabs from Southeast Asia (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Raffles Bulletin of Zoology* 39 (2): 363-368.

— 1994. — The ecology and biology of Southeast Asian false spider crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Hymenosomatidae). *Hydrobiologia* 285: 85-92.

Clark P. F. & Webber W. R. 1991. — A redescription of *Macrocheira kaempferi* (Temminck, 1836) zoeas with a discussion of the classification of the Majoidea Samouelle, 1819 (Crustacea: Brachyura). *Journal of Natural History* 25: 1259-1279.

Code International de Nomenclature Zoologique 1985. — *Troisième édition. International Trust for Zoological Nomenclature in association with British Museum (Natural History) London*. University of California Press, Berkeley & Los Angeles.

Dai A. Y. & Yang S. L. 1991. — *Crabs of the China sea*. China Ocean Press, Beijing and Springer-Verlag, Berlin: xxi + 682 p.

Dana J. D. 1851a. — On the classification of the Maioid Crustacea or Oxyrhyncha. *American Journal of Science and Arts* (2) 11: 425-434.

— 1851b. — Conspectus Crustaceorum quae in Orbis Terrarum circumnavigatione, Carolo Wilkes e Classe Reipublicae foederatae Duce, Lexit et descripsit. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 5: 247-254.

— 1852. — Crustacea. Vol. 13, Part 1, viii + 685 p. *United States Exploring Expedition during the years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842 under the command of Charles Wilkes, U. S. N.* Philadelphia, Sherman.

Davie P. J. F. & Guinot D. 1996. — Two new freshwater crabs in *Australocarcinus* Davie, with remarks on Trogloplacinae Guinot and Goneplacidae MacLay (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Memoirs of the Queensland Museum* 39 (2): 277-287.

Davie P. J. F. & Richer de Forges B. 1996. — Two new species of false spider crabs (Crustacea: Brachyura: Hymenosomatidae) from New Caledonia. *Memoirs of the Queensland Museum* 39 (2): 257-262.

Desmarest A.-G. 1825. — *Considérations générales sur la classe des Crustacés, et description des espèces de ces animaux, qui vivent dans la mer, sur les côtes, ou*

dans les eaux douces de la France. F. G. Levrault, Paris, xix + 446 p.

Drach P. 1955. — Les Leucosiidae et la réalisation d'une fonction nouvelle chez les Crustacés Décapodes. *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences* 241 (25) : 1998-2001.

Drach P. & Guinot D. 1982. — Connexions morphologiques et fonctionnelles d'un type nouveau dans le squelette des Brachyoures du genre *Paradasygius* Garth (carapace, pleurites, sternites et pléon). *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences* (3) 295 : 715-720.

— 1983. — Les Inachoididae Dana, famille de Majoidea caractérisée par des connexions morphologiques d'un type nouveau entre carapace, pleurites, sternites, pléon. *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences* (3) 297: 37-42.

Forest J. & Guinot D. 1966. — Crustacés Décapodes : Brachyoures. Campagne de la *Calypso* dans le Golfe de Guinée et aux îles Principe, Sao Tomé et Annobon (1956), 16. *Annales de l'Institut Océanographique de Monaco* 44 : 23-124.

Fukuda Y. 1981. — Larval development of *Trigonoplax unguiformis* (de Haan) (Crustacea Brachyura) reared in the Laboratory. *Zoological Magazine*, Tokyo 90 (2): 164-173.

Furota T. 1996a. — Life-cycle studies on the introduced spider crab *Pyromaia tuberculata* (Lockington) (Brachyura: Majidae). I. Egg and larval stages. *Journal of Crustacean Biology* 16 (1): 71-76.

— 1996b. — Life-cycle studies on the introduced spider crab *Pyromaia tuberculata* (Lockington) (Brachyura: Majidae). II. Crab stage and reproduction. *Journal of Crustacean Biology* 16 (1): 77-91.

Garth J. S. 1958. — Brachyura of the Pacific coast of America, Oxyrhyncha. *Allan Hancock Pacific Expeditions* 21 (1): i-xxii, 1-499 ; (2): 501-854.

Glaessner M. F. 1929. — Crustacea Decapoda. *Fossilium Catalogus* pars 41. Berlin, 464 p.

— 1969. — Decapoda: R399-R533, R626-R628, *in* Moore R. C. (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part R, Arthropoda* 4 (2). Univ. of Kansas Press and Geol. Soc. America.

Gordon I. 1940. — On some species of the genus *Elamena* (s. s.) (Crustacea, Decapoda). *Proceedings of the Linnean Society of London* 152 (1): 60-78.

Griffin D. J. G. 1966. — A review of the Australian Majid Spider Crabs (Crustacea, Brachyura). *Australian Zoologist* 13 (3): 259-298.

Griffin D. J. G. & Tranter H. A. 1986. — The Decapoda Brachyura of the Siboga Expedition. Part VIII. Majidae. *Siboga-Expeditie*, monogr. 39, C4 (= Livraison 148): 1-335.

Gruner H. E. 1993. — Crustacea: 448-1030, *in Lehrbuch der Speziellen Zoologie.* Band 1 : Wirbellose Tiere. 4. Teil: Arthropoda (ohne Insekta). 4ᵉ édit. Jena, Stuttgart, G. Fischer, New York, 1279 p.

Guinot D. 1969a-c. — Recherches préliminaires sur les groupements naturels chez les Crustacés Décapodes Brachyoures. VII. 1969a. Les Goneplacidae. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* (2) 41 (1) : 241-265. 1969b. Les Goneplacidae (suite). *Ibid.* 41 (2) : 507-528. 1969c. Les Goneplacidae (suite et fin). *Ibid.* 41 (3) : 688-724.

— 1977. — Propositions pour une nouvelle classification des Crustacés Décapodes Brachyoures. *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences* (D) 285 : 1049-1052.

— 1978. — Principes d'une classification évolutive des Crustacés Décapodes Brachyoures. *Bulletin biologique de la France et de la Belgique* n. s. 112 (3) : 211-292.

— 1979a. — Données nouvelles sur la morphologie, la phylogenèse et la taxonomie des Crustacés Décapodes Brachyoures. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 112 : 1-354.

— 1979b. — Problème pratique [*sic* pour Problèmes pratiques] d'une classification cladistique des Crustacés Décapodes Brachyoures, *in* Compte rendu de la VIᵉ Réunion des Carcinologistes de langue française, Nabeul, Tunisie, 4-9 septembre 1979. *Bulletin de l'Office national des Pêches de Tunisie* 3 (1) : 33-46.

— 1984. — Le genre *Leurocyclus* Rathbun, 1897 (Crustacea Decapoda Brachyura). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* (4) 6 (2) : 377-395.

— 1994. — Decapoda Brachyura : 165-179, *in* Juberthie C. & Decou V. (eds), *Encyclopaedia Biospeologica.* Tome I. Société de Biospéologie, Moulis (CNRS) & Bucarest (Académie Roumaine).

— 1995. — Crustacea Decapoda Brachyura : Révision des Homolodromiidae Alcock, 1900, *in* Crosnier A. (ed.), Résultats des Campagnes Musorstom. Volume 13. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 163 : 155-282.

Guinot D., Doumenc D. & Chintiroglou C. 1995. — A review of the carrying behaviour in brachyuran crabs, with additional information on the symbioses with sea anemones. *Raffles Bulletin of Zoology* 43 (2): 377-416.

Guinot D. & Bouchard J.-M. en préparation. — Évolution de l'appareil de maintien de l'abdomen chez les Crabes.

Gurney R. 1942. — *Larvae of decapod Crustacea.* The Ray Society, London, 306 p.

Haan W. de 1833-1850. — Crustacea, *in* Siebold P. F. von, Fauna Japonica sive Descriptio Animalium, quae in Itinere per Japoniam, Jussu et Auspiciis Superiorum, qui Summun in India Batava Imperium Tenent, Suscepto, Annis 1823-1830 Collegit, Notis, Observationibus e Adumbrationibus Illustravit. *Lugduni-Batavorum (Leiden)* 1-8: i-xvii, i-xxxi, 1-243.

Hale H. M. 1927. — The Crustaceans of South

Australia. Part 1, *in Handbooks of the Flora and Fauna of South Australia*. Government Printer, Adelaide, 201 p.
— 1941. — Decapod Crustacea, *in* B. A. N. Z. Antarctic Research Expedition 1929-1931, under the command of Douglas Mawson. *Reports-Series B (Zoology-Botany)* 4 (9): 259-285.
Hansen H. J. 1893. — A contribution to the morphology of the limbs and mouth-parts of crustaceans and insects. *Annals and Magazine of Natural History* 6 (7): 417-434.
— 1925. — On the comparative morphology of the appendages in the Arthropoda, in *Studies on Arthropoda. II*. A. Crustacea. Copenhague,17 p.
Hartnoll R. G. 1975. — Copulatory structures and function in the Dromiacea, and their bearing on the evolution of the Brachyura, *in* VIII European Marine Biology Symposium Sorrento (Naples) 1973. *Pubblicazione della Stazione zoologica di Napoli* 39 (Suppl.): 657-676.
Haswell W. A. 1882. — *Catalogue of the Australian stalk- and sessile-eyed Crustacea*. Sydney, The Australian Museum. xxiv + 324 p.
Hennig W. 1966. — *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana, Chicago, London, 263 p.
Hodgson T. V. 1902. — Crustacea: 228-261, *in* Lankester E. R., *Report on the collections of natural History made in the Antarctic regions during the voyage of the « Southern Cross »*. XI. British Museum, London.
Holthuis L. B. 1968. — On Hymenosomatidae (Crustacea Decapoda Brachyura) from fresh water, with the description of a new species. *Beaufortia* 15 (195): 109-121.
Hutton F. W. 1904. — *Index Faunae Novae Zelandiae*. Dulau, London, 372 p.
Ingle R. W. 1976. — The larval development of the spider crab *Rochinia carpenteri* (Thomson) [Oxyrhyncha: Majidae] with a review of majid subfamilial larval features. *Bulletin of the British Museum* 37 (1): 47-66.
Kemp S. W. 1917. — Notes on Crustacea Decapoda in the Indian Museum. X. Hymenosomatidae. *Records of the Indian Museum* 13 (5): 243-279.
Kim H. S 1973. — Anomura-Brachyura, *in Illustrated Encyclopedia of Fauna et Flora of Korea* 14: 1-694.
Krishnan T. & Kannupandi T. 1988. — Larval development of *Elamena (Trigonoplax) cimex* Kemp, 1915 in the Laboratory: the most unusual larvae known in the Brachyura (Crustacea Decapoda). *Bulletin of Marine Science* 43 (2): 215-228.
Kropp R. K. & Manning R. B. 1987. — The Atlantic Gall Crabs, Family Cryptochiridae (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Smithsonian Contributions to Zoology* (462): 1-21.
Latreille P. A. 1803. — Histoire naturelle, générale et particulière, des Crustacés et des Insectes. Volume 5 : 1-407. Vol. 6 : 1-392. Paris, Dufart.
Lucas J. S. 1971. — The larval stages of some australian species of *Halicarcinus* (Crustacea, Brachyura, Hymenosomatidae). I. Morphology. *Bulletin of Marine Science* 21 (2): 471-490.
— 1980. — Spider crabs of the Family Hymenosomatidae (Crustacea: Brachyura) with particular reference to Australian species: Systematics and Biology. *Records of the Australian Museum* 33 (4): 148-247.
Lucas J. S. & Davie P. J. F. 1982. —Hymenosomatid crabs of Queensland estuaries and tidal mud flats, including descriptions of four new species of *Elamenopsis* A. Milne-Edwards and a new species of *Amarinus* Lucas. *Memoirs of the Queensland Museum* 20 (3): 401-419.
MacLeay W. S. 1838. — On the Brachyurous Decapod Crustacea brought from the Cape by Dr. Smith, *in* Smith A., *Illustrations of the Annulosa of South Africa*, Illustr. Zool. S. Africa Invert., London: 53-71.
Manning R. B. & Holthuis L. B. 1981. — West African Brachyuran Crabs (Crustacea: Decapoda). *Smithsonian Contributions to Zoology* 306: xii + 379 p.
Marques F. & Pohle G. 1996. — *Reduction of segmentation and setation in phylogenetic reconstruction of decapods and a phylogenetic hypothesis for 15 genera of Majoidea: testing previous hypothesis and assumptions*. Abstract, Second European Conference, September 2-6, 1996, Liège (Belgium): 10.
McLay C. L. 1988. — Brachyura and crab-like Anomura of New Zealand. *Leigh Laboratory Bulletin* 22: i-v, 1-463.
— 1993. — The Sponge Crabs (Dromiidae) of New Caledonia and the Philippines with a review of the genera, *In* Crosnier A. (ed.), Résultats des Campagnes Musorstom, Volume 10. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* (A) 156 : 111-251.
Melo G. A. S. de 1996. — *Manual de identificacao dos Brachyura (caranguejos e siris) do litoral brasileiro*. Pléiade/FAPESP, Sao Paulo, 604 p.
Melrose M. J. 1968. — The New Zealand Hymenosomidae. *Tuatara* 16: 196-209.
— 1975. — The marine faune of New Zealand: Family Hymenosomatidae (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Memoirs of the New Zealand oceanographic Institute* 34: 1-123.
Miers E. J. 1886. — Report on the Brachyura collected by H. M. S. *Challenger* during the Years 1873-1876, in *Report scient. Res. Voyage H.M.S. Challenger, Zoology*, vol. 17. London, Edinburgh & Dublin, I. + 362 p.
Milne Edwards A. 1873. — Recherches sur la faune carcinologique de la Nouvelle-Calédonie. *Nouvelles Archives du Muséum national d'Histoire naturelle* 9 : 155-332.
Milne Edwards H. 1834-1837. — *Histoire naturelle des Crustacés comprenant l'anatomie, la physiologie et*

la classification de ces animaux. 1 : xxxv + 468 p ; 2 : 532 p. Atlas. Librairie Encyclopédique de Roret, Paris.

— 1852. — Observations sur les affinités zoologiques et la classification naturelle des Crustacés. *Annales des Sciences naturelles* (3) 18 : 109-166.

Monod T. 1956. — Hippidea et Brachyura ouest-africains. *Mémoires de l'Institut français d'Afrique Noire* 45 : 1-674.

Morgan G. J. 1990. — An introduced eastern Pacific majid crab from Cockburn Sound, Southwestern Australia. *Crustaceana* 58 (3): 316-317.

Muraoka K. 1977. — The larval stages of *Halicarcinus orientalis* Sakai and *Rhynchoplax messor* Stimpson reared in the laboratory (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Hymenosomatidae). *Zoological Magazine*, Tokyo 86 (2): 94-99.

Neumann R. 1878. — *Catalog der Podophthalmen Crustaceen des Heidelberges Museums.* Leipzig, 39 p.

Ng P. K. L. 1988. — *Elamenopsis mangalis* sp. nov., a new species of mangrove-dwelling hymenosomatid crab from Singapore (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Crustaceana* 55 (3): 274-278.

— 1991. — *Cancrocaeca xenomorpha*, new genus and species, a blind troglobitic freshwater hymenosomatid (Crustacea: Decapoda: Brachyura) from Sulawesi, Indonesia. *Raffles Bulletin of Zoology* 39 (1): 59-73.

— 1995. — On a collection of freshwater decapod crustaceans from the Kinabatangan River, Sabah, Malaysia, with descriptions of three new species. *Sabah Museum Journal* 1994 (1995) 1 (2): 73-92.

— 1995. — A new false spider crab, *Neorhynchoplax dentata* (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Hymenosomatidae), from northern Sarawak, East Malaysia. *Malayan Nature Journal* 49: 11-16.

Ng P. K. L. & Chuang C. T. N. 1996. — The Hymenosomatidae (Crustacea: Decapoda: Brachyura) of Southeast Asia, with notes on other species. *Raffles Bulletin of Zoology* Suppl. 3: 1-82.

Ng P. K. L. & Richer de Forges B. 1996. — The Hymenosomatidae (Crustacea: Decapoda: Brachyura) of New Caledonia, with descriptions of two new genera and two new species. *Memoirs of the Queensland Museum* 39 (2): 263-276.

Ortmann A. 1893. — Die Decapoden-Krebse des Strassburger Museums, VI. Theil. Abtheilung: Brachyura (Brachyura genuina Boas) I. Unterabtheilung: Majoidea und Cancroidea, 1. Section Portuninea. *Zoologische Jahrbucher* 7: 23-88.

— 1896. — Das System der Decapoden-Krebse. *Zoologische Jahrbucher* 9: 409-453.

Paula J. & Carraxana A. 1991. — Complete larval development of the spider crab *Stenorhynchus lanceolatus* (Brullé, 1837) (Decapoda, Brachyura, Majidae), reared in the laboratory. *Crustaceana* 60 (2): 113-122.

Pérez C. 1928. — Évolution de l'appareil d'accrochage de l'abdomen au thorax dans la série des Décapodes Brachyures. *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences* 186 : 648-650.

Rathbun M. J. 1925. — The spider crabs of America. *Bulletin of the United States national Museum* 129: xx + 613 p.

— 1926. — The fossil stalked-eyed Crustacea of the Pacific slope of North America. *Bulletin of the United States national Museum* 138: 1-155.

— 1935. Fossil Crustacea of the Atlantic and Gulf Coastal Plain. *Geological Society of America* Special Paper (2): 1-160.

Rice A. L. 1980. — Crab zoeal morphology and its bearing on the classification of the Brachyura. *Transactions of the Zoological Society of London* 35: 271-424.

— 1981a. — Crab zoeae and brachyuran classification: a re-appraisal. *Bulletin of the British Museum of Natural History* 40 (5): 287-296.

— 1981b. — The megalopa stage in brachyuran crabs. The Podotremata Guinot. *Journal of Natural History* 15: 1003-1011.

— 1983 — Zoeal evidence for brachyuran phylogeny: 313-329, *in* Schram F. R. (ed.), *Crustacean phylogeny.* Crustacean Issues. A. A. Balkema, Rotterdam & Boston.

— 1988. — The megalopa stage in majid crabs, with a review of spider crabs relationships based on larval characters: 27-46, *in* Fincham A. A. & Rainbow P. S., *Aspects of Decapod Crustacean Biology.* The Proceedings of a Symposium held at the Zoological Society of London on 8th and 9th April 1987, N° 59. The Zoological Society of London, Clarendon Press.

Richer de Forges B. 1976. — *Étude du crabe des îles Kerguelen* Halicarcinus planatus *(Fabricius) (Decapoda, Brachyura, Hymenosomatidae).* Thèse présentée à l'Université Pierre et Marie Curie, Océanographie Biologique, Paris.

— 1977. — Étude du crabe des îles Kerguelen *Halicarcinus planatus* (Fabricius). *Comité National Français de la Recherche Antarctique* 42 : 71-133.

Richer de Forges B., Jamieson B. G. M., Guinot D. & Tudge C. C. sous presse. — Ultrastructure of the spermatozoa of Hymenosomatidae (Crustacea: Brachyura) and the relationships of the family. *Marine Biology.*

Saint Laurent M. de 1980. — Sur la classification et la phylogénie des Crustacés Décapodes Brachyoures. I. Podotremata Guinot, 1977, et Eubrachyura sect. nov. *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences* 290 : 1265-1268. *Idem.* II. Heterotremata et Thoracotremata Guinot, 1977. *Ibid.* : 1317-1320.

Sakai T. 1938. — *Studies on the crabs of Japan, III. Brachygnatha, Oxyrhyncha*: 193-364. Tokyo, Yokkendo.

— 1976. — *Crabs of Japan and the Adjacent Seas.* Tokyo, Kodansha Ldt, 3 vol., xxix + 773 p. [en

anglais], 461 p. [en japonais], 16 p. et 251 pl.
Sandifer P. A. & Van Engel W. A. 1972. — Larval stages of the spider crab, *Anasimus latus* Rathbun, 1894 (Brachyura, Majidae, Inachinae) obtained in the laboratory. *Crustaceana* 23 (2): 141-151.
Schram F. R. 1986. — *Crustacea*. Oxford Univ. Press, 606 p.
Secretan S. sous presse. — The sella turcica of crabs and the endophragmal system of decapods, *in* Acta of the 6th Colloquium Crustacea Decapoda Mediterranea. *Journal of Natural History*.
Stebbing T. R. R. 1905. — Zoological Nomenclature: International Rules and others. *Journal of the Linnean Society of London* 29: 325-336.
Stephensen K. 1946. — The Brachyura of the Iranian Gulf. With an Appendix. The male pleopoda of the Brachyura: 57-237, in *Danish scientific Investigations in Iran*. Part IV. E. Muunksgaard, Copenhague.
Stevcic Z. 1974. — La structure céphalique et la classification des Décapodes Brachyoures. *Bioloski vestnik, Ljubljana* 22 (2): 241-250.
Stevcic Z. & Gore R. H. 1981. — Are the Oxyrhyncha a natural group? *Thalassia Jugoslavica* 17 (1): 1-16.
Stimpson W. 1858. — Prodromus descriptionis animalium evertebratorum, quae in Expeditione ad Oceanum Pacificum Septentrionalem, a Republica Federata missa, C. Ringgold et J. Rodgers, observavit et descripsit. Pars V. Crustacea Ocypodoidea. *Proceedings of the Academy of natural Sciences, Philadelphia* 10: 93-110 (39-56).
— 1871. — Preliminary Report on the Crustacea dredged in the Gulf Stream in the Straits of Florida, by L. F. de Pourtales. Part I. Brachyura. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard* 2: 109-160.
Targioni Tozzetti A. 1877. — Crostacei Brachiuri e Anomouri, *in* Zoologia del viaggio intorno al globo della R. Pirocorvetta Magenta durante gli anni 1865-1868. *Pubblicazioni del R. Istituto di Studi superiore pratici e di Perfezionamento in Firenze* 1: xxix+257 p.
Tavares M. 1993. — Crustacea Decapoda : Les Cyclodorippidae et Cymonomidae de l'Indo-Ouest-Pacifique à l'exclusion du genre *Cymonomus*, *in* Crosnier A. (ed.), Résultats des Campagnes Musorstom, 10. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 156 : 253-313.
— 1994. — *Brachyoures bathyaux récoltés par le « Marion Dufresne » au large du Brésil. Systématique et phylogénie des Cyclodorippoidea mondiaux (Crustacea, Decapoda, Brachyura)*. Thèse de Doctorat de l'Université Paris 6. Océanologie Biologique. Soutenue le 17.02.1994, 324 p.
Tavares M. & Lemaitre R. 1996. — *Lonchodactylus messingi*, a new genus and species of Cyclodorippidae (Crustacea: Decapoda: Brachyura) from the Bahamas. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 109 (3): 464-469.
Terada M. 1977. — On the zoea Larvae of Four Crabs of the Family Hymenosomidae. *Zoological Magazine*, Tokyo 86: 174-184.
Tesch J. J. 1918. — The Decapoda Brachyura of the Siboga Expedition. I. Hymenosomidae, Retroplumidae, Ocypodidae, Grapsidae and Gecarcinidae. *Siboga-Expeditie* Monogr. xxxixc, livr. 82: 1-148.
Tirmizi N. M. & Kazmi Q. B. 1991. — Crustacea: Brachyura (Dromiacea, Archaeobrachyura, Oxystomata, Oxyrhyncha): 1-246, *in Marine Fauna of Pakistan*: 4. Publ. 1. BCCI Foundation Chair, Inst. of Marine Science, University of Karachi [Pour la correction de la date de parution, 1991 au lieu de 1988, *cf.* Holthuis L. B., MRCC Karachi, *Newsletter* 1992 1 (4); 3].
— 1991. — Larval development of two spider crabs reared in the laboratory, families Hymenosomatidae and Majidae. *Crustaceana* 53 (3): 281-291.
Van Straelen V. 1933. — Sur des Crustacés cénozoïques du Venezuela. *Bulletin du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique* 9 (10) : 1-14.
Wear R. G. & Fielder D. R. 1985. — The Marine Fauna of New Zealand: Larvae of the Brachyura (Crustacea Decapoda). *Memoirs of the New Zealand oceanographic Institute* 92: 1-90.
Webber W. R. & Wear R. G. 1981. — Life history study on New Zealand Brachyura. 5. Larvae of the family Majidae. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 15 (4): 331-383.
White A. 1846. — Notes on four new genera of Crustacea. *Annals and Magazine of Natural History* (1) 18: 176-178.
Williams A. B. 1984. — *Shrimps, lobsters, and crabs of the Atlantic coast of the Eastern United States, Maine to Florida*. Smithsonian Institution Press, 550 p.
Williamson D. I. 1982. — Larval morphology and diversity: 43-110, *in* Bliss D. E. (ed.), The Biology of Crustacea, Vol. 2, Abele L. G. (ed.), *Embryology, morphology, and genetics*: xx + 440 p. Academic Press, New York.
— 1988a. — Evolutionary trends in larval form. *Symposia of the Zoological Society of London* 59: 11-25.
— 1992. — *Larvae and evolution: Toward a New Zoology*. New York and London, Chapman and Hall, vi + 223 p.
Williamson D. I. & Rice A. L. 1996. — Larval evolution in the Crustacea. *Crustaceana* 69 (3): 267-287.

Soumis pour publication le 16 décembre 1996 ;
accepté le 17 février 1997.